Iegūts apmaiņā pret
Acta Horti Botanici.
Nachlaß von Prof. V. Mal

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA BOTANICA FENNICA

18

HELSINGFORSIAE 1936

HELSINGFORS
Akademische Buchhandlung

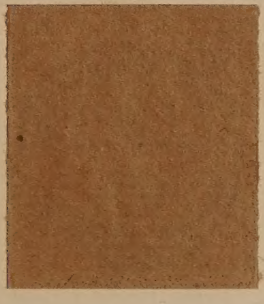
BERLIN
R. Friedländer & Sohn

Nachlaß von Prof. N. Malta
555.

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA BOTANICA FENNICA

18



1937:86.

HELSINGFORSIAE 1936

ACTA BOTANICA FENNICA 18
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

VERGLEICHENDE PERMEABILITÄTSSTUDIEN AN PFLANZLICHEN PROTOPLASTEN

VON

GUNNAR MARKLUND

MIT 24 FIGUREN UND 12 TABELLEN IM TEXT NEBST 1 TABELLE ALS ANHANG

HELSINGFORSIAE 1936

HELSINGFORS
1 9 3 6
DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

INHALT:

Seite

I. Einleitung 5
II. Methodisches 11
1. Die Objekte 11
2. Die benutzten Chemikalien 11
3. Die Lösungen 12
4. Die Versuchsmethodik 12
5. Die Verwertung der Versuche 13
6. Fehlerquellen 16
III. Die Versuchsergebnisse 20
1. Subepidermale Blattscheidenzellen von *Curcuma rubescens*. 20
2. Blattzellen von *Elodea densa* 27
3. Blattepidermiszellen von *Taraxacum pectinatiforme* 36
4. Wurzelepidermiszellen von *Lemna minor* 43
5. Blattzellen von *Plagiothecium denticulatum* 49
6. *Pylaiella litoralis* 54
7. *Oedogonium* sp. 58
8. *Zygnema cyanosporum* 63
9. *Melosira* sp. 68
10. Versuche mit einigen anderen Zellarten 71
IV. Vergleichende Besprechung der erzielten Permeabilitätsreihen 74
V. Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren 83
VI. Die Permeabilitätstheorien 91
VII. Zusammenfassung 105
Zitierte Literatur. 108

I. Einleitung.

In seinem klassischen Werke »Osmotische Untersuchungen» (1877) hat uns WILHELM PFEFFER eine Reihe Ausführungen über die Grundprinzipien der Durchlässigkeitsverhältnisse künstlicher Niederschlagsmembranen und lebender Protoplasten gegeben, die noch heute ihre Aktualität bewahren. Hier wird die grundsätzlich so wichtige Lehre von den Plasmahäuten vorgetragen und begründet: massgebend für die diosmotischen Eigenschaften des lebenden Protoplasten sind die dünnen Grenzschichten, welche ihn nach aussen und gegen die Vakuole begrenzen.

Von grossem Interesse sind die Vorstellungen, die sich PFEFFER über die Struktur dieser plasmatischen Grenzschichten sowie auch der künstlichen semipermeablen Niederschlagsmembranen gebildet hat. Sie stellen eine allgemeine Theorie der Permeabilität kolloidaler Membranen dar, an die jetzt im Brennpunkt der Diskussion stehende Anschauungen über die Durchlässigkeitsverhältnisse zwanglos angeknüpft werden können.

Nach PFEFFER sind sowohl die Niederschlagsmembranen als die diosmotisch massgebenden Plasmagrenzschichten aus Kolloidteilchen, »Tagmen», zusammengesetzt, zwischen denen sich wassererfüllte Interstitien befinden. Gelöste Stoffe können somit in zweierlei Weise durch eine solche Membran diosmieren: entweder durch die Kolloidteilchen selbst, indem sie in die Konstitution dieser Teilchen aufgenommen werden, oder auch durch die zwischenliegenden wassererfüllten Räume. Auf dem letzteren Weg können also auch solche Stoffe, die sich gegen die Kolloidteilchen ganz indifferent verhalten, durch die Membran passieren, wenn die Grösse ihrer Moleküle kein Hindernis für ihren Durchtritt durch die Poren darstellt. Dabei braucht die Porenweite, die den permeierenden Molekülen offensteht, gar nicht für alle Stoffe dieselbe zu sein. PFEFFER betont mit Nachdruck, dass ein Teil der Flüssigkeit in den Poren unter dem Einfluss der Grenzflächenkräfte der Tagmen steht. Dieser Einfluss kann von Stoff zu Stoff verschieden sein. Wenn die Kolloidteilchen Wasser stärker als den gelösten Stoff anziehen, wenn dieser also, wie man sich heute ausdrücken würde, negativ adsorbiert wird, steht nicht der ganze Durchmesser der Interstitien zur Verfügung. Je stärker die negative Adsorption

erfolgt, desto kleiner ist der für den betreffenden Stoff passierbare Teil der Membranporen.

PFEFFERS Permeabilitätstheorie ist nichts weniger als einseitig. Zu einer Zeit, wo das empirische Tatsachenmaterial über die Permeabilität noch sehr dürftig war, hat sein Scharfblick mit einem Male die verschiedenen Faktoren erfasst, denen man bei Versuchen, die Durchlässigkeitserscheinungen zu erklären, Rechnung tragen muss. Gerade wegen dieser Allseitigkeit würde PFEFFERS Auffassung sehr geeignet gewesen sein, den theoretischen Hintergrund für die experimentellen Ergebnisse der Permeabilitätsforschung der folgenden Zeiten abzugeben. In Wirklichkeit haben aber PFEFFERS Ausführungen über die Permeabilität historisch keine grosse Rolle gespielt: sie scheinen für lange Zeit ziemlich in Vergessenheit geraten zu sein, bis COLLANDER (1924) die Aufmerksamkeit wieder auf sie lenkte.

Die Permeabilitätshypothesen, die in der folgenden Zeit aufgestellt wurden und die einander lebhaft bekämpft haben, nehmen alle fast nur auf je ein einziges der von PFEFFER hervorgehobenen Momente Rücksicht.

Bekanntlich hat OVERTON als erster das Problem der Plasmadurchlässigkeit auf breitester Grundlage experimentell in Angriff genommen (1895, 1899, 1902, 1907). Seine Untersuchungen fussten auf osmotischen Methoden, die auf einige Befunde von DE VRIES (1888, 1889) zurückgehen. Dieser Forscher hatte die anfängliche Plasmolyse in Harnstoff- und Glycerinlösung wieder verschwinden sehen und daraus geschlossen, dass diese Verbindungen durch das Plasma in die Zellenvakuole eindringen; von der Schnelligkeit des Rückgangs der Plasmolyse kann auf die Permeationsgeschwindigkeit des betreffenden Stoffes geschlossen werden.

Die Zahl der von OVERTON auf ihr Permeiervermögen geprüften Verbindungen ist sehr gross, und als Versuchsobjekte dienten ihm sowohl pflanzliche als tierische Zellen sehr verschiedener Art. Er ist dabei offenbar frappiert worden von der grossen Einheitlichkeit betreffs der Permeabilität der sehr ungleichartigen Objekte. Zwar ist er auch auf Unterschiede in dieser Hinsicht gestossen. Diesen schenkt er aber keine grössere Aufmerksamkeit; die überaus zahlreichen und in der Tat überraschenden Übereinstimmungen aller von ihm untersuchten Protoplasten sind es, die vor allem unterstrichen werden.

Die von OVERTON ermittelten Tatsachen wurden zunächst in einer Reihe empirischer Regeln zusammengefasst. Bezüglich der organischen Nichtleiter hatte er z. B. gefunden, dass alkoholische Hydroxylgruppen und noch mehr die den Säureamiden eigene Atomgruppierung eine Verzögerung der Permeation bewirken, während der entgegengesetzte Effekt durch Verlängerung der Kohlenstoffkette, Ersatz der H-Atome der Hydroxyle oder der Amidogruppe durch Alkyle, Ersatz der O-Atome durch S-Atome usw. hervorgerufen wird.

Die kausale Gesetzmässigkeit, die sich hinter diesen Regeln verbirgt, war ihm nicht sofort klar. Er gelangte aber bald zu der Auffassung, dass der für das Durchtrittsvermögen massgebende Faktor in der relativen Löslichkeit der Verbindungen in fettartigen Stoffen, Lipoiden, zu suchen ist. Je grösser der Verteilungsquotient Lipoid : Wasser ist, um so leichter dringt der betreffende Stoff durch das Plasma. Als die nächstliegende Erklärung dieser Tatsache nimmt OVERTON an, dass die osmotisch massgebenden Plasmagrenzschichten aus Lipoiden bestehen oder mit solchen imprägniert sind.

OVERTON ist sich wohl bewusst, dass die Untersuchungen auf dem Gebiete, auf welchem er eine so überaus wertvolle Pionierarbeit geleistet hat, für zahlreiche Fragen der Stoffwechselphysiologie, der Pathologie, der Toxikologie und Pharmakologie, vielleicht auch der Reizphysiologie von grösster Bedeutung sind. Doch gehört er keineswegs zu jenen Forschern, die ihren eigenen neuen und fruchtbaren Ideen zum Opfer fallen, indem sie diese zu weit treiben. Es ist ihm ganz klar — und dies zeugt von seiner Nüchternheit und kritischen Schärfe — dass mit seiner Lipoidtheorie unmöglich aller Stoffaustausch zwischen der Zelle und ihrer Umgebung zu erklären ist. Bei den von ihm studierten Vorgängen handelt es sich um Diosmose rein physikalischer Natur. Daneben kommen aber im Organismus unzweifelhaft Stoffaustauschvorgänge weit komplizierterer Art vor, bei denen eine aktive Beförderung der Stoffe von Seiten des lebenden Protoplasten vorausgesetzt werden muss. Der Stofftransport kann ja in manchen Fällen sogar entgegen dem Konzentrationsgefälle geschehen. OVERTON spricht von »adenoider Tätigkeit»; andere Forscher gebrauchen für denselben Begriff andere Bezeichnungen; z. B. bei HÖBER (1926) wird die »physiologische Permeabilität» der physikalischen gegenübergestellt.

Noch in den jüngsten Zeiten sind derartige Ausdrücke verketzert worden: man hat ihnen der Vorwurf gemacht, es stecke in ihnen eine vitalistische Anschauung. Aber wie schon HOAGLAND (1931) betont hat, ist dieser Vorwurf ganz unbegründet. Auch wenn ein Forscher davon überzeugt ist, dass alle Lebensvorgänge prinzipiell durch physikalische und chemische Gesetze zu erklären sind, oder jedenfalls dass die physiologische Forschung in der Weise getrieben werden muss, als ob eine solche Erklärung möglich wäre, kann er ja doch heute seine Augen nicht vor der Wahrheit verschliessen, dass die meisten Lebensprozesse ungeheuer kompliziert sind, dass das Ziel ihrer vollständigen Erklärung in weitester Ferne schwebt. Die getadelten Begriffe wollen nur andeuten, dass es Stoffaustauschvorgänge gibt, die auf einer ganz anderen Ebene liegen und einer kausalen Erörterung weit schwieriger zugänglich sind als die verhältnismässig einfachen diosmotischen Prozesse, die OVERTON mit der Lipoidtheorie erklären wollte.

Die Vorgänge, die das Thema dieser Abhandlung bilden, gehören der letztgenannten Kategorie an.

Man muss bedauern, dass der grösste Teil des von OVERTON gesammelten grossen Materials experimenteller Tatsachen unveröffentlicht geblieben ist. Die OVERTONschen Schriften über die Permeabilität sind im allgemeinen ziemlich summarische, vortragsmässige Darstellungen. Das geplante grosse Werk, in dem das reiche Versuchsmaterial der Öffentlichkeit vorgelegt werden sollte, wurde bekanntlich nie vollendet.

Trotzdem ist wohl der OVERTONschen Theorie der Permeabilität in den ersten Zeiten nach ihrem Erscheinen ziemlich allgemeine Anerkennung zuteil geworden. Im Anfang des zweiten Dezenniums unseres Jahrhunderts war aber eine ernstliche Opposition zu verspüren. RUHLAND (1912, 1914) stellt seine Ultrafiltertheorie auf; der zweite der von PFEFFER besprochenen Wege, auf denen permeierende Stoffe in das Zellinnere gelangen können, derjenige zwischen den Kolloidteilchen der Plasmahaut, macht sich erinnerlich.

Bei Versuchen, die zuerst mit kolloidalen Farbstoffen, später mit farblosen kolloidalen Substanzen vorgenommen wurden, meinte RUHLAND gefunden zu haben, dass der massgebende Faktor, der über den Eintritt oder Nicht-Eintritt der kolloidalen Verbindungen entscheidet, ihr Dispersitätsgrad ist: die Plasmahaut wirkt demgemäss wie ein Ultrafilter.

Auch durch andere Permeabilitätstheorien als die eben besprochene RUHLANDsche versuchte man die OVERTONsche Hypothese zu ersetzen. Ich beschränke mich auf die Erwähnung der von TRAUBE in einer langen Reihe von Arbeiten (z. B. 1904, 1928) verfochtenen, sogenannten Haftdrucktheorie. Hier wird das Hauptgewicht beim Versuch, die Plasmapermeabilität zu erklären, auf Adsorptionsvorgänge gelegt.

Im Anfang der zwanziger Jahre stellte es sich immer klarer heraus, dass keine von diesen Hypothesen allein für sich der ganzen Fülle der bekannten, die Plasmapermeabilität betreffenden Tatsachen gerecht wird. Symptomatisch ist die Stellungnahme COLLANDERS zu den Permeabilitätstheorien.

Die Ergebnisse seiner Studien über die Permeation von Sulfosäurefarbstoffen (1921) sprachen sehr zugunsten der OVERTONschen Theorie: es zeigte sich, dass die früheren Angaben, nach denen die disperseren Stoffe dieser kaum lipoidlöslichen Gruppe ziemlich schnell in gewöhnliche Pflanzenzellen eintreten sollten, entschieden unrichtig waren. Aber in einer etwas späteren Arbeit (1925) weist er auf einige Tatsachen hin, die ziemlich bestimmt darauf deuten, dass auch die Molekülgrösse eine gewisse Rolle für die Durchtrittsgeschwindigkeit spielt und dass somit eine Permeation auch durch die Interstitien zwischen den Lipoidteilchen der Plasmahaut neben der »Lösungspermeabilität» vorkommt. Als Zeichen der Existenz einer solchen »Porenpermeabilität» wird erstens das schnelle Permeieren des lipoidunlöslichen Wassers hervorgehoben; es liegt nahe anzunehmen, dass der Grund hierzu die geringe Molekülgrösse des Wassers ist. Eine weitere wichtige Stütze des Gedankens, dass kleinmole-

kulare Stoffe die Möglichkeit besitzen, die Räume zwischen den Kolloidteilchen für ihre Permeation zu benutzen und somit schneller, als ihrer Lipoidlöslichkeit entspricht, einzudringen, gewährt die von ihm gefundene Tatsache, dass Formamid den OVERTONschen Regeln entgegen in *Rhoeo*-Zellen schneller als Acetamid durch das Plasma dringt. Diese von COLLANDER zunächst als Arbeitshypothese vorgelegte »Lipoidfiltertheorie» bezeichnet also eine Synthese der OVERTONschen Theorie und des Ultrafilterprinzips, wobei allerdings das Schwergewicht entschieden auf die Lipoidlöslichkeit fällt.

Im Jahre 1925 veröffentlichten indessen RUHLAND und HOFFMANN eine Studie über die Permeabilität bei der Schwefelbakterie *Beggiatoa mirabilis*. Es wurde gezeigt, dass bei diesem Objekt gerade die Molekülgrösse der permeierenden Stoffe eine sehr grosse, man kann sagen ganz überragende Bedeutung für die Durchtrittsgeschwindigkeit hat. In diesen Ergebnissen sehen die Verfasser eine starke Stütze der Ansicht, dass die Ultrafiltertheorie, aller gegen sie gerichteten Kritik zum Trotz, den Kern der Sache getroffen hatte. Ursprünglich auf kolloidale Stoffe bezüglich, hatte ihre Gültigkeit sich jetzt auch für kristalloide Verbindungen bewährt. RUHLAND und HOFFMANN sind sich zwar bewusst, dass Tatsachen über die Durchlässigkeit, die durch eine Molekülsiebwirkung der Plasmahaut nicht erklärt werden können, unwiderleglich feststehen. Aber nach ihrer Meinung gibt die Ultrafiltertheorie gleichsam den grossen Grundrahmen ab, innerhalb dessen sich die Vorgänge der Permeation abspielen, obwohl die Gesetzmässigkeit in vielen Fällen von allerlei nach den Aussenbedingungen wechselnden physiologischen Dispositionen sowie möglicherweise auch von mancher physikalischen und chemischen Besonderheit des Plasmas sowie der Stoffe verdeckt werden kann.

Die Arbeit von RUHLAND und HOFFMANN zeigte jedenfalls, dass die früher herrschende Ansicht von der grossen Einheitlichkeit alles lebenden Protoplasmas hinsichtlich der Permeabilität doch einer nicht unbeträchtlichen Modifikation bedurfte. *Beggiatoa* war eigentlich das erste Objekt, über das genaue quantitative Angaben betreffs des Permeierens einer grossen Zahl von Verbindungen veröffentlicht wurden; und die Abweichungen von den OVERTONschen Permeabilitätsregeln waren enorm.

Auch andere Erfahrungen — teilweise schon aus früherer Zeit als die *Beggiatoa*-Untersuchungen — zeigten aufs deutlichste, dass verschiedene Permeabilitätstypen unzweifelhaft vorhanden sind. Ich nenne hier z. B. HÖFLERS und STIEGLERS (1921) Entdeckung des von Objekt zu Objekt sehr wechselnden Verhältnisses der Harnstoff- zur KNO_3-Permeabilität. In *Rhoeo*-Zellen permeieren die beiden Verbindungen etwa gleich, bei *Gentiana Sturmiana* tritt der Harnstoff etwa 170 mal schneller als KNO_3 ein.

Man ist sich also jetzt klar darüber, dass die Durchlässigkeit offenbar von verschiedenen Faktoren abhängt und dass die relative Bedeutung dieser Fak-

toren von Fall zu Fall wechselt. Die kausale Erörterung der Plasmapermeabilität muss sich unbedingt auch mit den Differenzen verschiedener Plasmen befassen.

In den letzten Zeiten ist immer mehr betont worden, dass die Bedeutung der Permeabilitätsforschung nicht damit erschöpft ist, dass sie zu einer Klärung der Theorien der Durchlässigkeit führt und eine notwendige Grundlage für die Behandlung mancher bedeutungsvollen physiologischen Fragen schafft. Besonders HÖFLER (1932) hat mit Nachdruck den Gesichtspunkt unterstrichen, dass es schon an sich — abgesehen von den theoretischen Deutungen — ein wichtiges Ergebnis des vergleichenden Studiums der Durchlässigkeitsverhältnisse ist, wenn es uns mit quantitativ fassbaren Differenzen zwischen den Cytoplasmen verschiedener Zellsorten bekannt macht. Gerade eine exakte Feststellung solcher Differenzen ist heute ein wichtiges Ziel der Protoplasmatik geworden, jenes Zweigs der biologischen Wissenschaft, der die rätselhafte Substanz, die der Träger alles Lebens ist, so allseitig wie möglich erforschen will. Während wir bekanntlich betreffs des Zellkernes über bedeutungsvolle Differenzen zwischen den Zellen verschiedener Arten gut unterrichtet sind, hat die Forschung über das Cytoplasma bis zur letzten Zeit mehr die gemeinsamen Züge ins Auge gefasst, wogegen die Unterschiede, die ohne den geringsten Zweifel bestehen, vernachlässigt worden sind. Die Ursache hierzu liegt auf der Hand. Beim Studium des Kernes hat man ja in den Chromosomen unter dem Mikroskop direkt sichtbare Strukturen. Beim Cytoplasma sind die Differenzen zwischen verschiedenen Zellarten gar nicht zu sehen, sondern sie beziehen sich auf physikalisch-chemische Verhältnisse. Hier sind z. B. solche Qualitäten wie Viskosität und Resistenz gegen verschiedene Aussenfaktoren zu nennen. Und in diesem Zusammenhang müssen auch die Durchlässigkeitsverhältnisse als besonders wichtig erwähnt werden. Gerade betreffs der Permeabilität können Differenzen zwischen verschiedenen Plasmen in auffälligster Weise demonstriert werden. Darum ist die Ermittlung von »spezifischen Permeabilitätsreihen», das heisst Reihen von bei einem und demselben Plasma gefundenen relativen Permeationskonstanten, zu einem der leistungsfähigsten Werkzeuge im Dienste der vergleichenden Protoplasmatik geworden.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse hier mitgeteilt werden, wurden schon vor vielen Jahren begonnen, zu einer Zeit, wo *Beggiatoa* das einzige Objekt war, hinsichtlich dessen zahlenmässig belegte Daten über die Permeation einer grösseren Anzahl Verbindungen in der Literatur vorlagen. Sie sind aber mit vielen Unterbrechungen — darunter einer mehrere Jahre dauernden — fortgeführt worden. Während der seither verflossenen Zeit haben sich unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der vergleichenden Permabilitätsforschung in erfreulicher Weise vermehrt. Doch sind sie noch dermassen lückenhaft, dass neue Beiträge hoffentlich immerhin willkommen sein werden.

II. Methodisches.

1. Die Objekte.

Bei der Auswahl der Versuchsobjekte habe ich dafür gesorgt, dass verschiedene Gruppen des Systems unter ihnen vertreten waren. Unter den neun ausführlicher untersuchten Objekten befinden sich je ein Vertreter der Bryophyten, Phaeophyceen, Chlorophyceen, Conjugaten und Diatomeen, die übrigen vier gehören zu den Blütenpflanzen. Überdies wird eine kleine Anzahl Versuche mit einigen anderen Arten mitgeteilt.

Die meisten von meinen Versuchspflanzen konnten bei den Experimenten ohne Anfertigung von Schnitten verwendet werden. Dies ist vorteilhaft nicht nur vom Gesichtspunkt der Bequemlichkeit; dadurch wird auch die Gefahr einer eventuellen Veränderung der Permeabilität durch traumatischen Einfluss ausgeschlossen oder jedenfalls vermindert. Ausnahmen in dieser Hinsicht sind nur *Curcuma* und *Taraxacum*. Diese zwei nebst dem Moos *Plagiothecium* sind auch die einzigen Landpflanzen unter meinen Objekten. Als Wasserpflanzen befinden sich alle übrigen während der Versuche unter ziemlich natürlichen Verhältnissen, was zweifellos auch als ein Vorteil geschätzt werden muss.

2. Die benutzten Chemikalien.

Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf die Permeation einer Reihe von organischen Nichtleitern. Doch wurde betreffs der meisten Objekte vergleichshalber auch ein anorganisches Salz, KNO_3, geprüft. Schon frühere Untersuchungen (vgl. S. 9) hatten ja gezeigt, dass das Verhältnis zwischen der Permeiergeschwindigkeit dieser Verbindung und derjenigen einiger organischen Anelektrolyte wie Harnstoff von Objekt zu Objekt sehr auffälligen Variationen unterworfen ist.

Da die Salzaufnahme seitens der Zellen sehr wahrscheinlich ein komplizierter Vorgang ist, der nicht ohne weiteres dem einfachen Hineindiffundieren der Anelektrolyte an die Seite zu stellen ist, beschränke ich mich bezüglich des Kaliumnitrats auf eine Mitteilung der beobachteten Tatsachen und werde somit bei der Besprechung der theoretischen Fragen nicht die für das Salz berechneten Permeationskonstanten ausnützen.

Infolge der nicht unbeträchtlichen Anzahl von Versuchsobjekten war bei der Auswahl der bei den Experimenten zu benutzenden Plasmolytika eine gewisse Beschränkung geboten. Dabei musste indessen für eine genügende Variation sowohl hinsichtlich der Lipoidlöslichkeit als der Molekülgrösse und der chemischen Konstitution gesorgt werden; auch mussten verschiedene Vertreter homologer Reihen verglichen werden. Sämtliche von mir verwendeten Anelektrolyte gehören der zahlreichen Schar von Verbindungen an, deren

Permeation in *Rhoeo*- und *Chara*-Zellen von COLLANDER und BÄRLUND studiert worden ist und die dabei auf ihre Äther- und Öllöslichkeit untersucht wurden.

Von den meisten Chemikalien wurden reinste Präparate von SCHERING-KAHLBAUM oder MERCK benutzt. Das verwendete Urotropin (Hexamethylentetramin) war die Apothekerware und die Saccharose gewöhnlicher, käuflicher Kristallzucker.

Acetamid und Propionamid wurden vor der Anwendung (doch nicht unmittelbar vor jedem einzelnen Versuch) mit Äther gewaschen. Das Formamid, dessen Permeation nur an wenigen Objekten untersucht wurde, war nach der Methode von WILLSTÄTTER und WIRTH (1909) gereinigt; die Lösung des ungereinigten Präparates reagiert bekanntlich ziemlich stark sauer und übt eine Giftwirkung auf die Zellen aus. Die sauer reagierenden Lösungen von Mono- und Diacetin, die ich nur in sehr wenigen Versuchen verwendete, wurden durch Zufügen einer kleinen Menge von feinverteiltem $CaCO_3$ neutralisiert.

3. Die Lösungen.

Die Lösungen wurden volumnormal in Messkolben hergestellt. Als Lösungsmittel gebrauchte ich nicht destilliertes Wasser, sondern Leitungswasser, bzw. bei den *Oedogonium*- und den meisten *Zygnema*-Versuchen Quellwasser (vgl. BÄRLUND 1929 S. 18, wo sich auch Angaben über Kalciumgehalt und Wasserstoffexponent des Helsingforser Leitungswassers finden). Bei den Versuchen mit den beiden Meerespflanzen *Pylaiella* und *Melosira* ist ein »künstliches Brackwasser», dessen Zusammensetzung derjenigen des Wassers des Finnischen Meerbusens bei Helsingfors ziemlich genau entspricht, verwendet worden. Nähere Angaben über den Gehalt dieses künstlichen Brackwassers an verschiedenen Elektrolyten findet man bei COLLANDER und BÄRLUND 1933, S. 6.

4. Die Versuchsmethodik.

Meine Experimente sind nach der grenzplasmolytischen Methode ausgeführt worden. Die Versuchsmethodik schliesst sich der von BÄRLUND (1929) gebrauchten und im Detail beschriebenen vollkommen an. Unter Hinweis auf diese Darstellung kann ich deshalb auf eine eingehende Schilderung derselben verzichten. Es genügt hier, daran zu erinnern, dass die Objekte in eine Reihe Lösungen von abgestufter Konzentration der zu untersuchenden Verbindungen gelangen. Zu bestimmten Zeiten nach dem Versuchsbeginn wird die plasmolysierende Grenzkonzentration ermittelt und in dieser Weise der Verlauf der fortschreitenden Deplasmolyse verfolgt. Bezüglich schnell permeierender Verbindungen muss öfters die »Methode der Partialdrucke» verwendet werden. In diesem Fall ist die Konzentration der Verbindung, deren Permeationsgeschwindigkeit geprüft werden soll, in der ganzen Lösungsreihe dieselbe, und die Abstufung des osmotischen Wertes der Lösungen wird durch Zusatz von Saccharose erzielt. Bei diesen Versuchen haben die Objekte, bevor sie in die Versuchslösungen eingelegt werden, in reinen Rohrzuckerlösun-

gen entsprechender Konzentration mindestens so lange Zeit verweilt, als zur Erreichung des maximalen Plasmolysestadiums in hypertonischer Zuckerlösung erforderlich ist.

Bei der Abschätzung des Plasmolysegrades habe ich, etwas vom Verfahren BÄRLUNDS abweichend, mich einer zehngradigen Skala bedient. Sind in einem Präparat im gegebenen Moment schätzungsweise ca. 10 % (5—15 %) der Zellen plasmolysiert, so ist im Versuchsprotokoll der Plasmolysegrad 1 verzeichnet; der Plasmolysegrad 7 bedeutet ähnlicherweise, dass etwa 65—75 % von den beobachteten Zellen Plasmolyse zeigen. Die Ziffer 5 bezeichnet somit, dass Grenzplasmolyse vorhanden ist. Das zum Bestimmen der plasmolysierenden Grenzkonzentration nötige Interpolierungsverfahren ergibt sich von selbst, wenn die Plasmolysegrade mit Ziffern ausgedrückt sind.

5. Die Verwertung der Versuche.

Der Verlauf der Deplasmolyse ist ganz wie bei BÄRLUND (1929) durch Kurven anschaulich gemacht, die auf ein Koordinatensystem gezeichnet sind, in dem als Abszisse die seit dem Versuchsbeginn verflossene Zeit, als Ordinate der berechnete temporäre plasmolytische Koeffizient (vgl. BÄRLUND 1929, S. 37) eingetragen sind. Dieser Koeffizient — ich nenne ihn mit COLLANDER und BÄRLUND (1926) den ω-Wert — ist gleich dem Verhältnis $\frac{C}{C_1}$, wo C die plasmolysierende Grenzkonzentration einer Rohrzuckerlösung, C_1 die Grenzkonzentration der Lösung des untersuchten Plasmolytikums zu dem betreffenden Zeitpunkt bezeichnet. Beim Berechnen der Koeffizienten für KNO_3 ist C_1 gleich der Konzentration einer Rohrzuckerlösung, deren Gefrierpunktserniedrigung mit derjenigen der temporären plasmolysierenden Grenzkonzentration der KNO_3-Lösung übereinstimmt. Jener Wert ist durch Interpolation auf Grund der Angaben bei LANDOLT-BÖRNSTEIN (1923) erhalten. Bei den Partialversuchen erhält man als ω-Wert $\frac{C-c}{C_1}$, wo c die Saccharosekonzentration der die Grenzplasmolyse hervorrufenden Lösung ist. Im Gegensatz zu BÄRLUND habe ich in bezug auf Objekte, an denen eine gewisse Deplasmolyse auch in reiner Zuckerlösung nachgewiesen ist, beim Berechnen des ω-Wertes der während des Versuches geschehenen Verschiebung der Grösse C Rechnung getragen.

Als direkt miteinander vergleichbar werden nur die gleichzeitig (oder jedenfalls fast gleichzeitig) gemachten Versuche betrachtet. Im allgemeinen sind zwei, bisweilen jedoch mehrere Verbindungen in solchen Parallelversuchen geprüft worden, wo sowohl hinsichtlich des Materials als der Aussenfaktoren für möglichst grosse Einheitlichkeit gesorgt war.

Die in den Figuren dargestellten Kurven sind im allgemeinen reduziert (vgl. BÄRLUND 1929 S. 39 ff.); von einzelnen Ausnahmen wird besonders gesprochen. Bei der Reduktion ist in folgender Weise verfahren worden. Zuerst wird die Kurve für irgendeine in mehreren Versuchen geprüfte Verbindung einfach unter Verwendung der Mittelwerte der temporären plasmolytischen Koeffizienten gezeichnet. Nehmen wir an, dass der mittlere ω-Wert dieses Stoffes für einen gegebenen Zeitpunkt a ist. In einem Versuch, wo der betreffende Stoff A mit einem anderen B verglichen wird, ist der ω-Wert des Stoffes A für den betreffenden Zeitpunkt a', derjenige des Stoffes B b'. Der reduzierte ω-Wert b der letzteren Verbindung ist dann $\frac{a}{a'}\, b'$. Im Verhältnis zu den reduzierten ω-Werten dieses Stoffes werden dann in derselben Weise die Werte einer dritten Verbindung reduziert usw. In manchen Fällen ist die Deplasmolyse bezüglich des Stoffes, dessen reduzierte Kurve zu berechnen ist, längere Zeit verfolgt worden als bezüglich der im Parallelversuch geprüften Verbindung. In diesem Fall sind die »paarlosen» Werte im Verhältnis zum vorigen Punkt derselben Kurve reduziert. Eine ganz analoge Reduktionsweise ist bisweilen auch im Anfangsteil der Kurve nötig gewesen, wenn nämlich die Deplasmolyse bei der Verbindung, deren reduzierte Kurve gezeichnet werden soll, früher als im Parallelversuch einsetzt. Wenn das Umgekehrte der Fall gewesen ist, indem die zu reduzierende Kurve noch horizontal verläuft, während die Deplasmolyse im Parallelversuch schon im Gange ist, würde man bei der Verwendung des gewöhnlichen Reduktionsverfahrens bisweilen Abweichungen von dem horizontalen Verlauf nach oben oder unten erhalten. Hier ist aber auch in der reduzierten Kurve die horizontale Richtung beibehalten; die Höhe ihres Verlaufs repräsentiert das Mittel des ersten und letzten durch Reduktion erhaltenen ω-Wertes des horizontalen Kurventeils.

Da die Anzahl der Versuche, in denen ich eine Verbindung geprüft habe, meistens gering ist, — eine Folge davon, dass ziemlich viele Objekte untersucht worden sind, — haben reine Zufälligkeiten beim Reduzieren eine beträchtliche Rolle spielen können. Auch ist es keineswegs von vornherein klar, dass die Permeation verschiedener Stoffe von den bei den Versuchen herrschenden äusseren und inneren Faktoren in demselben Grad beschleunigt bzw. verlangsamt wird. Ja, es kann sogar im Hinblick auf einige von mir gemachte Erfahrungen, von denen im folgenden ausführlich gesprochen werden soll, sogar sicher gesagt werden, dass dies jedenfalls nicht immer der Fall ist.

Dennoch dürfte im grossen und ganzen eine gleichsinnige Beeinflussung der Permeation der verschiedenen untersuchten Verbindungen durch jeweilig herrschende Faktoren doch die Regel sein. Ich bin deshalb überzeugt, dass die

reduzierten Werte den tatsächlichen Verhältnissen besser entsprechen als einfache Mittelwerte aller mit einer Verbindung gemachten Versuche.

Besonders wenn es gilt, Vergleiche zwischen verschiedenen Objekten anzustellen, ist es selbstverständlich sehr vorteilhaft, wenn man mit zahlenmässigen Ausdrücken der Permeiergeschwindigkeiten operieren kann. Ich habe somit auch Permeationskonstanten berechnet, und zwar nicht nur wie BÄRLUND bei *Rhoeo* für einige Verbindungen, die mit mittlerer Geschwindigkeit permeieren, sondern für alle von mir untersuchten. Man muss freilich ohne weiteres zugeben, dass die Konstanten bezüglich sehr langsam oder sehr schnell eintretender Stoffe wegen des grossen Einflusses unvermeidlicher Fehlerquellen notwendigerweise sehr unsicher ausfallen (vgl. den folgenden Abschnitt). Ich betone nachdrücklich, dass *besonders die Konstanten solcher Verbindungen nur als ganz grobe Näherungswerte aufzufassen sind.*

Der Berechnung der Permeationskonstanten liegt die Annahme zugrunde, dass der Permeationsprozess sich dem FICKschen Diffusionsgesetz gemäss abspielt. Ich habe keine besonderen Versuche vorgenommen, um die Gültigkeit dieser Annahme zu prüfen, bin aber überzeugt, dass es zulässig ist, die diesbezüglichen Befunde BÄRLUNDS an *Rhoeo* (vgl. 1929, S. 64—77) sowie COLLANDERS und BÄRLUNDS an *Chara* (1933, S. 24—33), nach denen die Permeation der in dieser Hinsicht untersuchten Nichtleiter wirklich, soweit ersichtlich, einer der Diffusionsgleichung entsprechenden und nicht irgendeiner komplizierteren Gesetzmässigkeit gemäss geschieht, zu verallgemeinern. Meine die Anelektrolyte betreffenden Deplasmolysekurven dürften nicht stärker von den aus der Gleichung FICKS sich ergebenden theoretischen Kurve abweichen, als man im Hinblick auf die Fehlerquellen zu erwarten hat. Mit dem untersuchten Salz, KNO_3, verhält es sich vielleicht, ja wahrscheinlich, anders.

Unter der hier annäherungsweise gültigen Voraussetzung, dass der Diffusionswiderstand sich nur in einer Zellgrenzschicht geltend macht, deren Dicke im Verhältnis zum Durchmesser der Zelle ganz unbedeutend ist, kann die Permeationskonstante P', die ein Mass der Permabilität des Protoplasten für den betreffenden Stoff darstellt, durch folgende Gleichung berechnet werden:

$$P' = \frac{1}{t} \log \text{nat} \frac{C}{C-c}.$$

(Vgl. zur Ableitung dieser Gleichung aus der FICKschen Diffusionsgleichung COLLANDER und BÄRLUND 1933, S. 25 sowie JACOBS 1935, S. 73).

C ist die Gleichgewichtskonzentration des permeierenden Stoffes im Zellsaft, hier gleich der in der Aussenlösung herrschenden Konzentration, c ihre jeweilige Konzentration im Zellsaft, t die Zeit, während der die Permeation stattgefunden hat. Als Zeiteinheit ist die Stunde benutzt.

Eine wirklich exakte Bestimmung der Grösse c ist bei der Anwendung der grenzplasmolytischen Methode nicht möglich. Man muss sich damit begnügen, diese Grösse als gleich der Differenz zwischen der jeweiligen plasmolysierenden Grenzkonzentration des betreffenden Stoffes und der plasmolysierenden Grenzkonzentration einer Saccharoselösung anzusehen. Unter diesen Umständen bekommt das Verhältnis $\frac{C}{C-c}$ den Wert $\frac{1}{\omega}$.

Wenn es gilt die Plasmapermeabilität verschiedenartiger Zellen zu vergleichen, hat man natürlich darauf Rücksicht zu nehmen, dass kleinere Zellen eine im Verhältnis zum Volumen grössere Oberfläche als grosse Zellen besitzen. Man braucht somit auf die Flächeneinheit bezogene Permeationskonstanten. Diese Konstanten, die ich mit COLLANDER und BÄRLUND als P-Werte bezeichne, erhält man durch die Gleichung $P = \frac{v}{q} \cdot P'$, wo v das Volumen, q die Oberfläche der Zelle bedeutet. Der Zentimeter ist hierbei als Längeneinheit verwendet.

Die Berechnung der spezifischen Oberflächenentwicklung der Protoplasten kann keine grosse Exaktheit beanspruchen. Die Zellen sind ja während der Versuche plasmolysiert gewesen und zwar in ungleichem Masse in den verschiedenen Lösungen. Doch war die Plasmolyse auch in den konzentriertesten Lösungen der Reihe nicht sehr stark. Ob die Permeation gleichmässig durch die ganze Oberfläche des Protoplasten geschieht oder ob vielleicht Unterschiede etwa zwischen den Meniskenflächen und den an die Zellwand angedrückten Oberflächenteilen vorhanden sind, bleibt fraglich. Im Hinblick auf diese Unsicherheitsmomente habe ich mich mit einem ganz summarischen Verfahren begnügt und einfach Mittelwerte des Volumens und der Oberfläche der unplasmolysierten Zellen berechnet. Besonders hinsichtlich der Zellarten, die nicht regelmässig zylindrische Gestalt besitzen, machen auch diese Werte nicht auf grosse Genauigkeit Anspruch.

Bei der Wahl der ω-Werte der Deplasmolysekurven, auf die sich die Berechnung der Permeationskonstanten gründet, hat eine gewisse Willkür kaum vermieden werden können. In den Tabellen, in denen die Konstanten zusammengestellt sind, findet man immer auch Angaben über die benutzten ω-Werte.

6. Fehlerquellen.

Eine sehr gründliche und lehrreiche Besprechung der Fehlerquellen, die bei grenzplasmolytischen Untersuchungen nicht eliminiert werden können, findet man in der schon mehrfach zitierten Abhandlung BÄRLUNDS (1929, S. 49 ff.). Ich weise auf diese Darstellung hin und beschränke mich hier auf eine kurze Erwähnung einiger wichtigsten Momente.

Wie oben bemerkt wurde, ist der Einfluss der unvermeidlichen Fehlerquellen am grössten, wenn man hinsichtlich besonders schnell oder besonders langsam eintretender Stoffe aus dem Verlauf der Deplasmolyse Rückschlüsse auf die Permeiergeschwindigkeit machen will. In jenem Fall beeinträchtigen vor allem folgende Umstände die Genauigkeit der Ergebnisse. 1) Während des Versuches ist die Konzentration des plasmolysierenden Stoffes dicht an der Aussenfläche des Protoplasten besonders anfänglich kleiner als in der Aussenlösung. Der Unterschied wird um so grösser sein, je langsamer der Stoff durch die Zellwand und je schneller er durch das Protoplasma dringt. 2) Der theoretische, VAN'T HOFFsche Druck hat zur Voraussetzung eine ideal semipermeable Membran, die für das Lösungsmittel ganz frei durchlässig, für den gelösten Stoff dagegen ganz undurchlässig ist. Je schneller der Stoff durch das Plasma permeiert, um so stärker bleibt seine osmotische Tätigkeit hinter dem nach dem VAN'T HOFFschen Gesetz berechneten theoretischen Wert zurück. 3) (Vgl. HUBER und HÖFLER 1930.) Die Bedingung des ganz freien Durchtritts des Lösungsmittels ist auch nicht erfüllt: das Plasma bietet auch der Wasserpermeation einen nicht ganz unbeträchtlichen, von Objekt zu Objekt variierenden Widerstand. Je grösser dieser Widerstand ist, desto mehr wird das Eintreten der maximalen Plasmolyse verlangsamt.

Alle drei genannten Umstände täuschen ein zu schnelles Eindringen der permeierenden Verbindungen vor.

Bezüglich der sehr langsam permeierenden Stoffe ist die Ungenauigkeit der ermittelten Permeationskonstanten in erster Linie darauf zurückzuführen, dass während der ausgedehnten Versuchszeit eine Veränderung des osmotischen Wertes des Zellsafts auch in anderer Weise als durch Eindringen des permeierenden Stoffes stattgefunden haben kann: man kann an Anatonose bzw. Katatonose oder an Exosmose irgendwelcher im Zellsaft gelösten Verbindungen denken.

Richten wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf Fehlerquellen anderer Art.

Es wäre selbstverständlich vorteilhaft gewesen, wenn die Versuche bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen hätten gemacht werden können. Dies war jedoch nicht der Fall.

Wie es sich mit dem Einfluss des Lichts auf die Plasmapermeabilität verhält, ist eine noch nicht genügend aufgeklärte Frage. Nach früheren Angaben von LEPESCHKIN (1909) und TRÖNDLE (1910, 1918, 1920) sollte das Licht eine bedeutende Steigerung der Durchlässigkeit des Plasmas hervorrufen. Gegen die Versuche, auf die sich diese Aussagen stützen, sind jedoch schwerwiegende Einwände erhoben worden. ZYCHA (1928) kam bei seiner Nachprüfung der Experimente TRÖNDLES zu dem Ergebnis, dass die eventuellen Permeabilitätsänderungen innerhalb der Fehlergrenzen liegen. RUHLAND und HOFFMANN (1925) konnten bei *Beggiatoa* keine Abhängigkeit der Permeabilität von

der Beleuchtung feststellen; zu einem entsprechenden Ergebnis kam HOFMEISTER (1935) für *Zygnema*. Dagegen konstatierte HOFFMANN (1927) eine deutliche Permeabilitätssteigerung bei *Spirogyra* unter dem Einfluss des Lichtes, ebenso MEINDL (1934) bei *Elodea*. Es scheint somit, als ob verschiedene Objekte sich in dieser Hinsicht verschieden verhielten. Darauf deuten auch bisher unveröffentlichte, im Helsingforser Institut gemachte Versuche.

Dass die Temperatur die Plasmadurchlässigkeit im allgemeinen sehr deutlich beeinflusst, zeigen fast alle diesbezüglichen Untersuchungen. Der gegenteilige Befund RUHLANDS und HOFFMANNS an *Beggiatoa* scheint eine seltene Ausnahme zu sein.

Der störende Einfluss der Licht- und Temperaturschwankungen dürfte aber grössenteils dadurch eliminiert sein, dass konsequent wenigstens zwei Verbindungen in parallelen, gleichzeitig ausgeführten Versuchen geprüft wurden und dass die Werte der Deplasmolysekurven im Verhältnis zueinander reduziert wurden. Doch ist natürlich zuzugeben, dass die Permeation aller verschiedenen untersuchten Verbindungen nicht in ganz demselben Mass von den Variationen der Temperatur oder der Beleuchtung beeinflusst zu werden braucht.

Bei allen Permeabilitätsuntersuchungen ist es selbstverständlich eine conditio sine qua non, dass die Protoplasten während der Versuche unbeschädigt am Leben geblieben sind. Ich habe im allgemeinen durch besondere Vorversuche über die Resistenz der benutzten Zellarten den verschiedenen als Plasmolytika verwendeten Verbindungen gegenüber festgestellt, dass auch die maximalen von mir gebrauchten Konzentrationen gut vertragen wurden. Sehr oft, und immer wenn der geringste Anlass zu Verdacht vorhanden war, habe ich mich nach beendetem Experiment durch Plasmolysieren von dem lebenden Zustand der Zellen überzeugt. Wie aus dem folgenden Kapitel zu ersehen ist, sind die maximalen verwendeten Konzentrationen der untersuchten Stoffe im allgemeinen nicht sehr hoch gewesen, durchschnittlich entschieden niedriger als bei manchen anderen Untersuchungen über die Permeation organischer Nichtleiter. Ich sehe mich somit zu der Behauptung berechtigt, dass meine Ergebnisse nicht durch die angedeutete Fehlerquelle verfälscht worden sind.

Es ist aber noch die Frage zu besprechen, ob die Permeabilität, auch wenn die Zellen keineswegs tödlich geschädigt worden sind, doch durch die Plasmolyse oder eine gelinde Giftwirkung irgendwelcher Plasmolytika pathologisch geändert worden ist. Besonders WEBER (1932 a und b) hat mit Nachdruck geltend gemacht, dass es dringend notwendig ist, genau die »Normalpermeabilität» von der »Plasmolysepermeabilität» zu unterscheiden. Es scheint, als ob er mit dem letzteren Begriff die Vorstellung einer pathologischen Erhöhung der Permeabilität verbände.

Eine sicher gut begründete Stellungnahme zu dieser Auffassung findet man bei HÖFLER (1934 b). Er betont, dass bei den Versuchen, auf die WEBER seine Ansichten stützt, sehr konzentrierte (2-molare) Harnstofflösung verwendet wurde. Unter diesen Umständen kann es keineswegs wundernehmen, wenn die jäh eintretende starke Plasmolyse eine Schädigung der Zellen bewirkt; auch kann eine dermassen konzentrierte Harnstofflösung auch ganz abgesehen von der Plasmolyse eine Giftwirkung ausüben. Die WEBERschen Zellen starben in der Tat kurz nach den Versuchen.

HÖFLER hebt — ohne Zweifel mit Recht — hervor, dass man aus dem Ausfall derartiger Versuche gar nicht den Schluss ziehen kann, dass die Plasmolyse immer eine Veränderung der Permeabilität hervorrufen müsste. Es besteht ein grosser Unterschied zwischen der Anwendung der plasmolytischen Methoden in der schroffen Form WEBERS und ihrem Gebrauch in möglichst schonender Form. In der Tat liegen schon Ergebnisse zielbewusst ausgeführter Untersuchungen vor, welche zeigen, dass die Permeabilität im plasmolysierten Zustand mit der normalen Durchlässigkeit vollkommen übereinstimmen kann. Zu diesem Ergebnis kam schon BÄRLUND für *Rhoeo*, und es wurde durch die Untersuchungen von HUBER und SCHMIDT (1933) bestätigt. Nach den Ergebnissen der letztgenannten Autoren gilt dasselbe auch für Stengelzellen von *Majanthemum*. Bei einem anderen Objekte, den Epidermiszellen von *Gentiana macrophylla*, wurde aber eine Veränderung, und zwar im Gegensatz zu den von WEBER geschilderten Fällen eine Verminderung der bei diesen Zellen sehr grossen Harnstoffdurchlässigkeit durch Plasmolyse nachgewiesen.

Gehen wir jetzt auf meine eigenen Erfahrungen ein. Betreffs des Urotropins habe ich bei zwei Objekten, *Zygnema* und *Elodea*, eine ausserordentlich auffällige Beschleunigung des Durchtritts, die eine Weile nach dem Versuchsbeginn erfolgt, feststellen können. Nachdem die beschleunigte Deplasmolyse beendet war, konnten die Zellen noch plasmolysiert werden. Wenn aber die Zellen über Nacht in den Urotropinlösungen lagen, war der grösste Teil am folgenden Tage gestorben. Dies deutet darauf hin, dass die beobachtete starke Beschleunigung des Stoffdurchtritts als eine pathologische Erscheinung aufzufassen ist. Die Permeationskonstanten des Urotropins sind hier selbstverständlich auf Grund eines ω-Wertes im Anfang des Versuches, wo die Beschleunigung noch nicht eingetreten war, berechnet.

Eine ähnliche Wirkung hatte bei *Zygnema* auch Glycerin.

Eine deutliche Hemmung der Permeabilität als Folge der Plasmolyse habe ich bei meinen Versuchen nicht feststellen können. Wohl aber habe ich eine solche als Wirkung eines traumatischen Einflusses bei *Taraxacum* gesehen. Es war hier oft auffällig, dass die Zellen am ganz dünnen Rande der Schnitte viel länger plasmolysiert blieben als die übrigen Zellen. Dieser Fall schliesst

sich ganz von anderen Beobachtern bei anderen Objekten gemachten Erfahrungen an. Die genannten Zellen wurden bei meiner Schätzung des Plasmolysegrades der Schnitte ausser acht gelassen.

Eine gleich am Anfang des Versuches eingetretene Änderung der Permeabilität der untersuchten Zellen wäre nicht in meinen Experimenten zum Vorschein gekommen. Es sei also ausdrücklich betont, dass sich meine Ergebnisse auf plasmolysierte Protoplasten beziehen. Die eben erwähnten Untersuchungen haben indessen gezeigt, dass die Permeabilität der plasmolysierten Protoplasten sich jedenfalls bei vielen Objekten nicht nachweisbar von derjenigen unplasmolysierter Zellen unterscheiden dürfte.

Ehe dieser Abschnitt abgeschlossen wird, sei noch auf eine Tatsache hingewiesen, die sehr bestimmt dafür spricht, dass die erzielten, durch die Permeationskonstanten ausgedrückten Ergebnisse allen verschiedenartigen Fehlerquellen zum Trotz doch ein annähernd richtiges Bild von den Durchlässigkeitsverhältnissen gewähren. Bekanntlich besitzen wir seit einigen Jahren eine zahlreiche Stoffe umfassende Permeabilitätsreihe, die mit einer viel zuverlässigeren Methode als der plasmolytischen gewonnen ist: ich meine die von Collander und Bärlund (1933) durch direkte mikrochemische Analyse des Zellsafts an *Chara ceratophylla* erzielten. Wie schon z. B. Collander (1933) und Höfler (1934) hervorgehoben haben, muss die grosse Übereinstimmung zwischen dieser Reihe und den bei anderen Objekten auf osmotischem Wege erhaltenen Ergebnissen als ein starkes Indizium zugunsten der relativen Zuverlässigkeit der oft angezweifelten osmotischen Methoden gelten. Auch meine Permeabilitätsreihen zeigen vielfach eine so augenfällige Ähnlichkeit mit derjenigen von *Chara*, dass dies unmöglich als ein Zufall betrachtet werden kann.

III. Die Versuchsergebnisse.

1. Subepidermale Blattscheidenzellen von Curcuma rubescens.

Die Zellen der anthozyangefärbten Blattscheiden dieser Zingiberacee sind schon früher bei Studien über Plasmolyse und Permeabilität verwendet worden: erstens von de Vries (1884), der die Epidermiszellen beobachtete, zweitens von Fitting (1919), dessen Untersuchung den subepidermalen Zellen galt. Gerade eine von Fitting mitgeteilte Angabe ist die Veranlassung dazu gewesen, dass diese Pflanze in den Kreis meiner Untersuchungsobjekte einbezogen wurde. Nach Fitting sollen nämlich die genannten Zellen für Glycerin fast impermeabel sein. Über ein solches Verhalten irgendwelcher Zellen gegenüber Glycerin dürften sich in der sonstigen Literatur keine Angaben vorfinden, und es schien somit von Interesse zu sein, die Permeabilitätsverhältnisse gerade bei diesem Objekt etwas näher zu studieren.

Zu den Versuchen wurden nicht allzu dünne Schnitte von den basalen Teilen der Scheiden benutzt. Unter den subepidermalen Zellen kommen sowohl ungefärbte wie mit Anthozyan versehene vor. Nur die letzteren, bei denen schon eine schwache Plasmolyse leicht zu beobachten war, wurden bei den Versuchen in Betracht gezogen.

Bezüglich der Konstanz des osmotischen Wertes bei verschiedenen Schnitten einer Versuchsreihe kann *Curcuma* ebensowenig wie meine übrigen Objekte mit der in dieser Hinsicht fast idealen *Rhoeo* wetteifern. Doch waren die Schwankungen nicht grösser, als dass man gut mit einer Konzentrationsdifferenz von 0,01 Mol zwischen den Lösungen einer Reihe arbeiten konnte.

Die Schnitte sind nicht vor den Versuchen gewässert worden.

Urotropin, dessen Permeation ich sonst bei fast allen meinen Objekten untersuchte, schädigte schon in ziemlich verdünnter Lösung die *Curcuma*-Zellen und wurde deshalb hier weggelassen.

Die Angabe über die fast völlige Impermeabilität der Zellen für Glycerin habe ich nicht bestätigen können. In meinen Versuchen ist das Glycerin mit ungefähr derselben, ja eher etwas grösserer Geschwindigkeit als Harnstoff durch das Plasma permeiert. Doch hatte ich bei den ersten Glycerinversuchen den Eindruck, dass keine oder eine nur äusserst langsame Deplasmolyse stattfand. Ich merkte jedoch bald, dass ich dadurch getäuscht worden war, dass eine ganz schwach hypotonische Glycerinlösung Vakuolenkontraktion hervorruft, die einer wirklichen Plasmolyse ganz täuschend ähnlich sein kann und die nur ausserordentlich langsam zurückgeht. Es scheint mir schwer, die Diskrepanz zwischen meinen Befunden hinsichtlich der Glycerinpermeabilität und den Ergebnissen Fittings anders zu erklären als so, dass Fitting in diesem einen Fall Plasmolyse und Vakuolenkontraktion verwechselt hat, obwohl er ja sonst diese Gefahr sehr scharf im Auge behält.

Die folgende Zusammenstellung gibt in gedrängter Form den Verlauf der gelungenen Versuche mit *Curcuma* wieder.

Nr. 210—211. 13. 7. 31. Temp. 20° C. C = 0,181 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,181	—	—	0,182	GM Saccharose
II C_1:	0,210	0,210	0,217	0,220	0,226	0,245	GM Malonamid

Nr. 242—243. 6. 8. 31. Temp. 22° C. C = 0,175 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,205	0,205	0,205	0,205	0,205	0,205	GM Erythrit
II C_1:	0,196	0,196	0,196	0,196	0,198	0,220	GM Malonamid

Nr. 234—236. 1. 8. 31. Temp. 22° C. C = 0,184 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,184	—	0,187	0,194	GM Saccharose
II C_1:	0,200	0,198	0,205	0,206	0,213	0,224	GM Erythrit
III C_1:	0,196	0,195	0,195	0,196	0,204	0,225	GM Malonamid

Nr. 244—246. 8. 8. 31. Temp. 22° C. C = 0,172 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,172	—	—	0,180	GM Saccharose
II C_1:	—	0,176	0,176	0,177	0,183	0,210	GM Erythrit
III C_1:	—	0,192	0,192	0,196	0,212	0,217	GM Malonamid

Nr. 494—495. 9. 9. 33. Temp. 21° C. C = 0,184 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,125	0,124	0,124	0,124	0,134	0,156	GM KNO_3
II C_1:	0,225	0,225	0,234	0,255	0,281	—	GM Malonamid

Nr. 396—397. 11. 11. 32. Temp. 18° C. C = 0,176 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,108	—	—	—	0,108	0,120	GM KNO_3
II C_1:	0,198	0,198	0,200	0,210	0,218	0,299	GM Harnstoff

Nr. 212—214. 15. 7. 31. Temp. 21° C. C = 0,184 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,184	—	—	0,190	GM Saccharose
II C_1:	0,206	0,206	0,209	0,216	0,224	0,240	GM Malonamid
III C_1:	0,213	0,225	0,243	0,258	—	—	GM Glycerin

Nr. 221—222. 24. 7. 31. Temp. 20° C. C = 0,177 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,198	0,200	0,217	0,223	0,248	0,273	GM Harnstoff
II C_1:	0,205	0,205	0,206	0,218	0,253	0,286	GM Glycerin

Nr. 209. 11. 7. 31. Temp. 20° C. C = 0,173 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
C_1:	0,202	0,196	0,203	0,217	0,250	GM Harnstoff

Nr. 225—227. 28. 7. 31. Temp. 21 ½° C. C = 0,177 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,177	—	—	0,180	GM Saccharose
II C_1:	0,022	0,023	0,029	0,046	0,061	0,102	GM Sacch. + 0,18 GM Harnstoff
III C_1:	0,036	0,036	0,036	0,045	0,064	0,118	GM Sacch. + 0,18 GM Glycerin

Nr. 247—248. 11. 8. 31. Temp. 21° C. C = 0,170 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,195	0,196	0,207	0,228	GM Harnstoff
II C_1:	0,210	0,213	0,243	0,294	—	GM Methylharnstoff

Nr. 215—216. 21. 7. 31. Temp. 21° C. C = 0,162 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,057	0,058	0,061	0,077	0,090	0,116	GM Sacch. + 0,18 GM Monacetin
II C_1:	0,014	0,013	0,014	0,035	0,058	0,092	GM Sacch. + 0,18 GM Methylharnstoff

Nr. 217—218. 22. 7. 31. Temp. 20 ½° C. C = 0,172 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,069	0,065	0,069	0,073	0,095	0,117	GM Sacch. + 0,18 GM Monacetin
II C_1:	0,071	0,089	0,125	0,147	0,163	0,166	GM Sacch. + 0,18 GM Acetamid

Nr. 219—221. 23. 7. 31. Temp. 20 ½° C. C = 0,171 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	20 St.	
I C_1:	—	—	—	—	0,171	—	0,176	GM Saccharose
II C_1:	0,080	0,098	0,121	0,149	0,163	0,164	0,173	GM Sacch. + 0,18 GM Acetamid
III C_1:	0,104	0,118	0,137	0,153	0,163	0,163	0,170	GM Sacch. + 0,18 GM Glykol

Nr. 239—240. 4. 8. 31. Temp. 22½° C. C = 0,164 GM.

	Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I	C_1:	0,105	0,110	0,136	0,155	0,160	0,160	GM Sacch. + 0,18 GM Glykol
II	C_1:	0,130	0,125	0,132	0,136	0,146	0,160	GM Sacch. + 0,18 GM Diacetin

Nr. 260—261. 17. 9. 31. Temp. 20½° C. C = 0,177 GM.

	Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I	C_1:	0,093	0,093	0,137	0,165	0,177	GM Sacch. + 0,18 GM Acetamid
II	C_1:	0,110	0,150	0,174	0,177	—	GM Sacch. + 0,18 GM Formamid

Nr. 262—263. 23. 9. 31. Temp. 19° C. C = 0,176 GM.

	Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I	C_1:	0,095	0,136	0,163	0,175	GM Sacch. + 0,18 GM Formamid
II	C_1:	0,088	0,135	0,167	0,174	GM Sacch. + 0,18 GM Propionamid

Nr. 231—232. 31. 7. 31. Temp. 23° C. C = 0,185 GM.

	Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I	C_1:	0,165	0,173	0,180	0,185	GM Sacch. + 0,10 GM Propionamid
II	C_1:	0,178	0,178	0,183	0,185	GM Sacch. + 0,10 GM Trimethylcitrat

Nr. 228—229. 30. 7. 31. Temp. 22° C. C = 0,185 GM.

	Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I	C_1:	0,181	0,182	0,184	0,185	GM Sacch. + 0,10 GM Trimethylcitrat
II	C_1:	0,182	0,185	—	—	GM Sacch. + 0,10 GM Antipyrin

In Fig. 1 und 2 sind die Plasmolysekurven für *Curcuma* dargestellt.

Die Kurven sind in folgender Weise erhalten. Die Malonamidkurve gründet sich auf Mittelwerte der Versuche 211, 236, 243, 246, 495 und 213. Im Verhältnis zu dieser ist die Erythritkurve reduziert worden, ebenso der Anfangsteil der Glycerinkurve (bis 4 St; Vers. 214). Die folgenden Punkte dieser Kurve sind durch Reduktion im Verhältnis zu dem vorigen Punkte derselben Kurve aus den Versuchen 222 und 227 berechnet. Der weitere Gang der Reduktion kann kurz folgendermassen angegeben werden: Glycerin—Harnstoff (Vers. 221 und 226); Harnstoff—Methylharnstoff (Vers. 248); Methylharnstoff—Monacetin (Vers. 215); Monacetin—Acetamid (218); Acetamid—Glykol (221); Acetamid—Formamid (261); Formamid—Propionamid (263); Propionamid—Trimethylcitrat (232); Trimethylcitrat—Antipyrin (229). Der 24-Stundenpunkt für Rohrzucker ist aus den Versuchen 210, 212, 234, 244 und 225 durch Reduktion im Verhältnis zu Malonamid bzw. Harnstoff erhalten. Die KNO_3-Kurve gründet sich einfach auf Mittelwerte der Versuche 396 und 495. Der ω-Wert ihres horizontal verlaufenden Anfangsteils fällt vollkommen mit dem durch das gewöhnliche Reduktionsverfahren erhaltenen zusammen; dagegen würde die konsequente Anwendung dieses Verfahrens betreffs des folgenden Teils zu einem offenbar widersinnigen Ergebnis führen, was sonst nicht oft in meinem Material der Fall ist. Bei *Curcuma* gibt es jedoch einen zweiten Fall derselben Art: von der Diacetinkurve ist nur der Anfang im Verhältnis zu Glykol reduziert; bezüglich der späteren Punkte hat die Reduktion im Verhältnis zu den vorangehenden Punkten derselben Kurve geschehen müssen.

Unter den dargestellten Plasmolysekurven fällt diejenige des Diacetins sofort durch ihren abweichenden, sehr flachen Verlauf in die Augen. Etwas Ähnliches, obwohl nicht in demselben Grade ausgeprägt, zeigt auch die Kurve

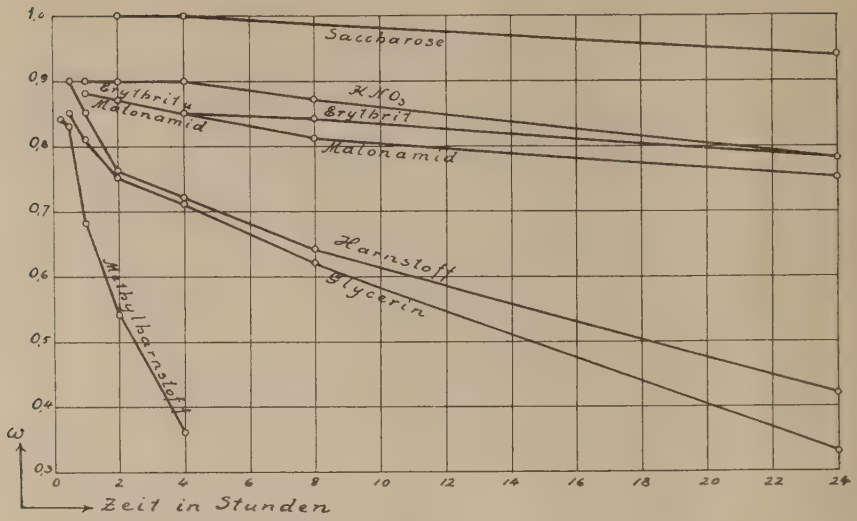


Fig. 1. Plasmolysekurven für *Curcuma*, I.

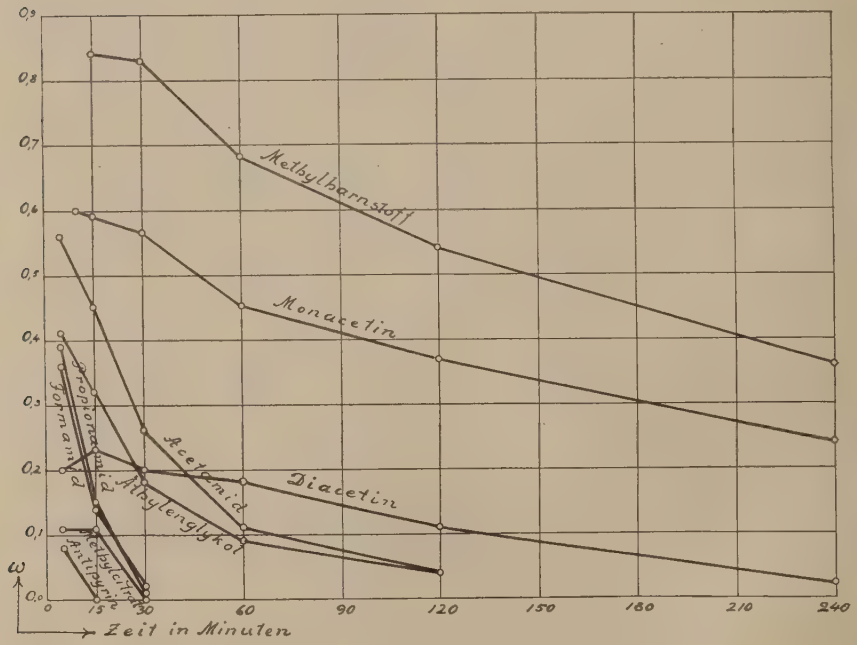


Fig. 2. Plasmolysekurven für *Curcuma*, II.

Tabelle 1.

Permeabilitätsreihe für *Curcuma* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Curcuma			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Curcuma*	*Chara*
0,94	0,0026	0,029	Saccharose	0,046	$<0,04$
0,78	0,010	0,11	KNO_3	0,18	
0,78	0,010	0,11	Erythrit	0,18	0,06
0,75	0,012	0,13	Malonamid	0,21	0,19
0,6	0,048	0,53	Harnstoff	0,84	5,4
0,6	0,057	0,63	Glycerin	1	1
0,5	0,29	3,2	Methylharnstoff	5,1	9,2
0,5	0,88	9,8	Monacetin	15	21
0,25	2,6	29	Acetamid	46	71
0,25	3,7	41	Glykol	65	58
0,05	6,9	77	Formamid	120	100
0,05	7,2	80	Propionamid	125	175
0,05	7,8	87	Trimethylcitrat	140	320
0,05	20	220	Antipyrin	350	300

des Monacetins. Es ist bemerkenswert, dass auch BÄRLUNDS (1929 S. 43) auf *Rhoeo* bezügliche Diacetinkurve ein entsprechendes Bild gewährt. BÄRLUND bringt das abweichende Verhalten in Zusammenhang mit dem beträchtlichen Molekularvolumen dieser Verbindung: grossmolekulare Stoffe passieren wohl langsamer als kleinmolekulare durch die Zellmembran, und es ist deshalb natürlich, wenn man im Anfang des Versuches zu kleine ω-Werte bekommt. Es ist auch zu bemerken, dass die Acetine sehr schwer chemisch rein herzustellen sind. Der abweichende Verlauf der Kurve könnte somit auch durch Verunreinigungen beeinflusst sein (vgl. COLLANDER und BÄRLUND 1933, S. 94). Diacetin, das übrigens nur in einem Versuch geprüft wurde, habe ich aus meiner Permeabilitätsreihe für *Curcuma* ausgeschaltet. Bei meinen späteren, an anderen Objekten gemachten Untersuchungen sind die Acetine nicht verwendet worden.

In Tabelle 1 sind die berechneten Permeationskonstanten zusammengestellt. Die erste Kolumne enthält die ω-Werte, die für die Berechnung der P'-Werte gewählt wurden. Betreffs der sehr langsam eintretenden Stoffe ist hier der Endpunkt der Kurve, also der ω-Wert für 24 Stunden in Betracht gezogen. Im übrigen hat eine gewisse Willkür, wie früher bemerkt, kaum vermieden werden können. Eine andere Wahl der ω-Werte würde bisweilen zu nicht ganz unbedeutend abweichenden P'-Werten führen. Es sei deshalb

nochmals vor einer Überschätzung der Genauigkeit der mitgeteilten Konstanten gewarnt.

Eine ziemlich grobe Berechnung der relativen Oberflächenentwicklung der Zellen führte zu dem Ergebnis, dass die einem Zellvolumen von 1 cm^3 entsprechende Oberfläche etwa 900 cm^2 beträgt. Demnach sind die P-Werte aus den P'-Werten durch Division mit 900 erhalten. Da die P-Werte sehr kleine Dezimalbrüche und deshalb etwas unbequem zu überblicken sind, habe ich sie in der Tabelle mit 10^4 multipliziert.

Eine vergleichende Besprechung meiner Ergebnisse und derjenigen anderer Autoren ist der Inhalt eines späteren Kapitels. Damit das Charakteristische der von mir ermittelten Permeabilitätsreihen deutlicher hervortritt, scheint es aber angebracht, schon hier ein früher untersuchtes Objekt und zwar die von COLLANDER und BÄRLUND studierte *Chara ceratophylla* zum Vergleich heranzuziehen. Wie schon HÖFLER bemerkt hat, ist die Permeabilitätsreihe von *Chara* zweifellos am geeignetsten, gleichsam die Norm darzustellen, — erstens weil sie durch eine von den speziellen Fehlerquellen aller osmotischen Methoden freie Methodik gewonnen ist, und zweitens weil sie offenbar hinsichtlich der Verhältniswerte der Permeationskonstanten einen ausserordentlich verbreiteten Typus vertritt.

Die auf *Chara* bezüglichen P'- und P-Werte der auch von mir untersuchten Verbindungen sind in Tabelle 13 abgedruckt, und dort findet man auch die von COLLANDER und BÄRLUND ermittelten Verteilungskoeffizienten Öl: Wasser sowie Öl + 20 % Ölsäure : Wasser sowie die als Mass des Molekularvolumens dienenden Molrefraktionen. Um einen bequemen Vergleich mit allen meinen an verschiedenen Objekten gewonnenen Reihen zu gestatten, ist diese Tabelle als Anhang am Ende des Buches gegeben. Überdies habe ich aber die auf den Glycerinwert als Einheit umgerechneten *Chara*-Konstanten neben der entsprechenden *Curcuma*-Reihe rechts in der Tabelle 1 eingeführt. In derselben Weise wird auch im folgenden hinsichtlich meiner übrigen Objekten verfahren.

Ein Vergleich zwischen den Permeationskonstanten der beiden Objekte lässt sofort erkennen, dass im grossen und ganzen eine sehr beträchtliche Übereinstimmung herrscht. Doch sind auch deutliche Differenzen augenfällig.

In erster Linie ist hier das ganz verschiedene Verhältnis zwischen den Permeationskonstanten für Harnstoff und Glycerin zu nennen. Bei *Chara* permeiert der Harnstoff mehr als 5 mal schneller als Glycerin, bei *Curcuma* ist die Eintrittsgeschwindigkeit der betreffenden Stoffe fast gleich, scheint aber für Harnstoff ein wenig niedriger zu sein.

Ein gewissermassen analoges Verhalten zeigen Acetamid und Glykol. Bei *Chara* dringt jener Stoff deutlich schneller als dieser in die Zellen ein; bei *Curcuma* ist es aber umgekehrt.

Propionamid permeiert bei *Chara* 1 $^3/_4$ mal schneller als Formamid. Bei *Curcuma* hat kein wirklicher Unterschied bezüglich der Eintrittsgeschwindigkeit dieser beiden Amide festgestellt werden können. Propionamid scheint sich mithin denjenigen Amiden anzuschliessen, deren Permeation bei *Curcuma* relativ verzögert ist.

Das einzige von mir untersuchte Harnstoffderivat, der Methylharnstoff, ist bei *Curcuma* im Verhältnis zu Glycerin zwar langsamer als bei *Chara* eingedrungen; doch ist der Unterschied lange nicht so gross wie betreffs des Harnstoffs. Im Verhältnis zu seiner Stammsubstanz permeiert also der Methylharnstoff bei *Curcuma* schneller als bei *Chara*. Indessen ist Methylharnstoff eine Verbindung, die sich nicht selten bei zellphysiologischen Untersuchungen etwas giftig gezeigt hat, und es ist somit vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, dass er die Durchlässigkeit pathologisch erhöht haben kann. Ein ähnlicher Verdacht ist von Höfler betreffs *Majanthemum* angeführt worden.

Von den beiden sehr schnell eindringenden Verbindungen Methylcitrat und Antipyrin scheint bei *Curcuma* diese durch grössere Permeiergeschwindigkeit ausgezeichnet zu sein, während bei *Chara* eher das Umgekehrte der Fall ist.

Ein ausgeprägter Unterschied besteht zwischen *Chara* und *Curcuma* bezüglich der durchschnittlichen absoluten Permeabilitätsgrösse. Bei *Chara* liegt die auf die Oberflächeneinheit des Protoplasten bezogene Durchlässigkeit ungewöhnlich hoch, während sie bei *Curcuma* mehr eine für Pflanzenzellen durchschnittliche Normallage vertritt.

2. Blattzellen von Elodea densa.

Das Material stammte aus den Kulturen im Gewächshaus des botanischen Gartens. Bei den Versuchen wurde ein ganzes Blatt in jede Lösung versetzt. An sehr langen Blättern schnitt ich jedoch der Bequemlichkeit halber den Spitzenteil weg.

Die Beobachtungen galten den grossen Zellen an der Blattoberseite. In verschiedenen Teilen des Blattes verhalten sich die Zellen in mancher Hinsicht, u. a. auch bezüglich der Permeabilität, verschieden (vgl. Moder 1932). Es ist darum von Bedeutung, dass alle Beobachtungen an einer bestimmten Stelle gemacht wurden. Gegenstand meiner Untersuchungen war eine Zone am Grunde des Blattes, deren Abstand vom basalen Ende 1 ½ mal den Durchmesser des Gesichtsfelds bei schwacher Vergrösserung (Okular 1, Objektiv 3 von Leitz) betrug. In dieser Zone wurden etwa 6—7 Zellreihen beiderseits der Mittelrippe beobachtet.

Der Konzentrationsunterschied der benachbarten Lösungen der abgestuften Reihe war in den meisten Versuchen 0,01 Mol.

Nr. 510—512. 14. 10. 33. Temp. 18½° C. C = 0,286 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,286	0,286	0,286	0,290	0,295	0,306	GM Saccharose
II C_1:	0,306	0,306	0,306	0,318	0,334	0,376	GM Erythrit
III C_1:	0,196	0,196	0,196	0,200	0,220	0,275	GM KNO_3

Nr. 513—516. 20. 10. 33. Temp. 19½°—18° C. C = 0,297 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,297	0,297	0,297	0,302	0,319	GM Saccharose
II C_1:	—	—	0,323	0,324	0,326	0,339	0,390	GM Erythrit
III C_1:	—	—	0,200	0,203	0,205	0,234	0,293	GM KNO_3
IV C_1:	0,338	0,338	0,346	0,376	0,406	—	—	GM Malonamid

Nr. 517—518. 25. 10. 33. Temp. 17½° C. C = 0,297 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,330	0,345	0,370	0,406	GM Malonamid
II C_1:	0,330	0,348	0,390	0,443	GM Glycerin

Nr. 467—468. 6. 7. 33. Temp. 21½° C. C = 0,306 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	24 St.	
I C_1:	—	0,194	0,194	0,194	0,195	—	0,226	GM KNO_3
II C_1:	0,306	0,306	0,314	0,335	GM Urotr.	0,103	0,270	GM Sacch. + 0,4 GM Urotropin

Nr. 49—50. 12. 1. 26. Temp. 15°—16° C. C = 0,290 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,340	0,355	0,380	0,430	GM Glycerin
II C_1:	0,380	0,425	0,505	—	—	GM Harnstoff

Nr. 464—465. 5. 7. 33. Temp. 21° C. C = 0,311 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,194	0,205	0,228	0,257	0,296	0,303	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnstoff
II C_1:	0,195	0,236	0,260	0,305	0,313	0,313	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff

Nr. 508—509. 11. 10. 33. Temp. 20° C. C = 0,286 GM.

Zeit:	3′	5′	15′	21′	30′	50′	
I C_1:	0,392	0,390	0,464	0,500	—	—	GM Methylharnstoff
II C_1:	—	0,367	0,368	—	0,426	0,500	GM Harnstoff

Nr. 536—537. 13. 6. 34. Temp. 23½° C. C = 0,307 GM.

Zeit:	2′	5′	13′	15′	25′	
I C_1:	0,383	0,407	0,500	—	—	GM Methylharnstoff
II C_1:	0,380	0,404	—	0,450	0,500	GM Harnstoff

Nr. 538—539. 25. 8. 34. Temp. 21° C. C = 0,305 GM.

Zeit:	4′	5′	10′	13′	18′	
I C_1:	0,380	0,380	0,460	—	0,640	GM Methylharnstoff
II C_1:	0,390	0,410	0,526	0,640	—	GM Harnstoff

Nr. 41—42. 4. 1. 26. Temp. 17° C. C = 0,310 GM.

Zeit:	10′	20′	1 St.	
I C_1:	0,190	0,200	0,221	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
II C_1:	0,200	0,210	0,260	GM Sacch. + 0,15 GM Thioharnstoff

Nr. 43—44. 5. 1. 26. Temp. 19° C. C = 0,310 GM.

Zeit:	20′	1 St.	
I C_1:	0,200	0,234	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
II C_1:	0,240	0,272	GM Sacch. + 0,15 GM Thioharnstoff

Nr. 45—46. 7. 1. 26. Temp. 19° C. C = 0,305 GM.

Zeit:	10′	20′	30′	1 St.	
I C_1:	—	0,230	—	0,250	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
II C_1:	0,240	0,260	—	0,288	GM Sacch. + 0,15 GM Thioharnstoff

Nr. 54. 20. 6. 26. Temp. 21° C. C = 0,314 GM.

Zeit:	10′	15′	30′	1 St.	2 St.	
C_1:	0,220	0,230	0,247	0,273	0,305	GM Sacch. + 0,15 GM Thioharnstoff

Nr. 462—463. 19. 6. 33. Temp. 24° C. C = 0,270 GM.

Zeit:	2′	5′.	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,180	0,193	0,217	0,245	0,274	0,275	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnstoff
II C_1:	0,212	0,235	0,266	0,268	—	0,268	0,268	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol

Nr. 152—153. 18. 1. 27. Temp. 19° C. C = 0,280 GM.

Zeit:	2′	5	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,208	0,217	0,247	0,266	0,280	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol
II C_1:	0,220	0,232	0,262	0,275	0,277	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid

Nr. 266—267. 5. 10. 31. Temp. 20° C. C = 0,312 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,256	0,300	0,305	0,310	GM Sacch. + 0,2 GM Acetamid
II C_1:	0,295	0,308	0,312	—	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid

Nr. 270—271. 2. 10. 31. Temp. 19° C. C = 0,295 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,241	0,260	0,275	0,293	GM Sacch. + 0,2 GM Acetamid
II C_1:	0,267	0,286	0,295	—	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid

Nr. 264—265. 28. 9. 31. Temp. 19° C. C = 0,324 GM.

Zeit:	5′	10′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,293	—	0,299	0,305	0,324	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid
II C_1:	0,309	0,316	0,321	0,324	—	GM Sacch. + 0,15 GM Formamid

Nr. 273—274. 8. 10. 31. Temp. 19° C. C = 0,314 GM.

Zeit:	5′	10′	15′	30′	
I C_1:	0,280	0,290	0,300	0,310	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid
II C_1:	0,280	0,290	0,297	0,314	GM Sacch. + 0,2 GM Propionamid

Nr. 150—151. 12. 1. 27. Temp. 19° C. C = 0,275 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,195	0,202	0,235	0,252	0,270	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol
II C_1:	0,236	0,246	0,267	0,275	—	GM Sacch. + 0,15 GM Propionamid

Nr. 155. 22. 1. 27. Temp. 18° C. C = 0,290 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	15′	
C_1:	0,260	0,276	0,286	0,290	GM Sacch. + 0,15 GM Propionamid

Nr. 459—460. 18. 6. 33. Temp. 23° C. C = 0,283 GM.

Zeit:	¼′	½′	1′	2′	5′	
I C_1:	0,283	0,283	0,283	0,283	0,283	GM Sacch. + 0,25 GM Trimethylcitrat
II C_1:	0,283	0,283	0,283	0,283	0,283	GM Sacch. + 0,1 GM Antipyrin[1])

Es empfiehlt sich sofort, einige bei diesem Objekte hervortretende Eigentümlichkeiten zu besprechen.

[1]) Grössere Konzentrationen wirkten giftig!

Bemerkenswert ist das Verhalten des Urotropins. Es liegt hier, wie schon auf S. 19 erwähnt wurde, ein sehr deutlicher Fall von pathologischer Beschleunigung der Permeabilität unter dem Einfluss eines Plasmolytikums vor. In der ersten Stunde permeiert das Urotropin wie gewöhnlich ziemlich langsam. Aber in der zweiten Stunde wird die Permeabilität ganz rapid beschleunigt. In einem hier nicht mitgeteilten »Totalversuch» mit Urotropin war es unmöglich, eine Bestimmung der plasmolysierenden Grenzkonzentration nach 2 Stunden zu machen, weil die Permeabilitätsbeschleunigung schneller in den höheren Konzentrationen als in den niedrigeren eintritt. Im oben angeführten Versuch 468 ist 0,4 mol die höchste verwendete Urotropinkonzentration. Die höheren Konzentrationen der Reihe sind durch Zusatz von Saccharose erhalten. In dieser Weise ist es gelungen, den Verlauf der beschleunigten Deplasmolyse näher zu verfolgen. Die Permeabilitätsänderung ist mit einer Schädigung der Zellen verknüpft (vgl. S. 19).

Eine andere bemerkenswerte Tatsache ist auch sehr auffällig: das Verhältnis zwischen der Harnstoff- und der Methylharnstoffpermeabilität ist bei den untersuchten *Elodea*-Zellen nicht einmal annähernd konstant. *Die genannten Verbindungen können sogar ihre Stellung in der Permeabilitätsreihe vertauschen.* In den Versuchen 508—509 und 536—537 ist Harnstoff wie gewöhnlich, den OVERTONschen Regeln gemäss, langsamer als Methylharnstoff eingetreten, in den Versuchen 464—465 und 538—539 war aber die Permeiergeschwindigkeit jener Verbindung ganz deutlich grösser. Mein erster Gedanke war, dass es sich hier um jahreszeitliche Variationen handle. Indessen machte ich im vorigen Sommer (1935) die Entdeckung, dass es an einer und derselben Pflanze gleichzeitig Blätter geben kann, in denen Methylharnstoff schneller als Harnstoff permeiert, und solche, in denen Harnstoff sein Derivat betreffs der Permeiergeschwindigkeit übertrifft. Und zwar fanden sich Blätter des ersteren Typus in den basalen Teilen der Sprosse, während der letztere Typus durch jüngere Blätter vertreten war. Ich gebe die Resultate einiger diesbezüglichen Experimente wieder.

Die Blätter wurden in 0,5-molare Lösungen von Harnstoff und Methylharnstoff eingelegt und die Zeit beobachtet, binnen welcher die Deplasmolyse das Stadium der Grenzplasmolyse erreicht hatte. In den parallelen Versuchen mit Harnstoff und Methylharnstoff sind immer Blätter desselben Wirtels gebraucht.

25. 7. 35. Temp. 24°—25 ½° C.

I. Versuche mit älteren, basalen Blättern. C = 0,325 GM.

	Zeit in Minuten:						Mittelwert:
Harnstoff	12′	12′	14′	15′	12 ½′	10′	12,6′
Methylharnstoff	10′	10′	10′	11′	9′	8′	9,7′

II. Versuche mit jüngeren Blättern derselben Pflanze. C = 0,315 GM.

	Zeit in Minuten:							Mittelwert:
Harnstoff	9′	7′	5′	4 ½′	5′	5′	5′	5,8′
Methylharnstoff	11 ½′	8 ½′	8 ½′	7 ½′	7′	7′	6 ½′	8,1′

Noch eine grosse Überraschung hatte indessen die untersuchte Pflanze in Bereitschaft. Ich prüfte einige Blätter, die noch jünger waren als die bei den eben angeführten Versuchen verwendeten, in der Hoffnung, dass die Überlegenheit des Harnstoffs betreffs der Permeiergeschwindigkeit seinem Derivat gegenüber noch stärker hervortreten würde. Das Ergebnis war aber höchst verblüffend. In der 0,5-molaren Methylharnstofflösung dauerte es 25 Min., bis die Deplasmolyse das Stadium der Grenzplasmolyse erreicht hatte, in der entsprechenden Harnstofflösung 2 Stunden und 10 Minuten! Der plasmolysierende Grenzwert in Rohrzucker betrug bei den beobachteten, sicher im Wachstum befindlichen Zellen 0,265 GM. Da er somit niedriger als bei den vorigen Blättern war, musste hier ein grösseres Prozent der permeierenden Verbindungen durch das Plasma dringen, bevor das Grenzplasmolysestadium erreicht war. Dies hat aber nicht viel zu bedeuten: es ist ohne weiteres klar, dass diese Zellen besonders für Harnstoff, in geringerem Grade auch für Methylharnstoff, viel schwerer durchlässig sind als die Zellen der nur wenig älteren Blätter.

Nachher habe ich gesehen, dass die ausserordentlich geringe Harnstoffpermeabilität der Zellen aus der Streckungszone des jungen *Elodea*-Blattes von Strugger (1935, S. 91) beobachtet worden ist.

Im folgenden werde ich der Kürze halber von den Zonen I, II und III sprechen. Zone I ist die Spitzenzone, wo Harnstoff vielemal langsamer als Methylharnstoff permeiert und der Stoffdurchtritt überhaupt absolut genommen langsam geschieht. Der Basalteil der Blätter hat hier noch nicht seinen vollen Chlorophyllgehalt bekommen, sondern erscheint schon dem unbewaffneten Auge ziemlich bleich. Kennzeichnend für Zone I ist es auch, dass sich der Eintritt der Plasmolyse anders als an den Blättern der übrigen Zonen gestaltet. Während sich der Protoplast bei den Zellen der letztgenannten Blättern sehr leicht von der Membran ablöst und sich schnell an den Enden konvex abrundet, haftet er bei den untersuchten Zellen der Zone I viel stärker an der Wand; die Konvexrundung lässt ziemlich lange auf sich warten, und in einzelnen Zellen schnürt sich der Protoplast bei der Plasmolyse in zwei Teilen ab. Im Hinblick auf dieses Verhalten ist die Möglichkeit einer in Zone I durch die Plasmolyse verursachten Permeabilitätshemmung im Auge zu behalten. Diesbezügliche Untersuchungen stehen indessen aus. Bei noch jüngeren Blättern sind die auf grössere Viskosität des Plasmas zurückzuführenden Eigenheiten, die nach Strugger (1934) ganz allgemein in lebhaftem Streckungswachstum begriffene Zellen kennzeichnen, noch ausgeprägter

weshalb sie sich schlecht zu plasmolytischen Permeabilitätsuntersuchungen eignen. Für Zone II ist die durchschnittlich schnelle Permeation bezeichnend; Harnstoff tritt mit grösserer Geschwindigkeit als Methylharnstoff ein. Zur Zone III gehören die alten Blätter, in deren Basalzellen Harnstoff wiederum langsamer als Methylharnstoff permeiert und wo die durchschnittliche Permeabilität kleiner als in Zone II, aber doch weit grösser als in Zone I ist.

Der Übergang von Zone II zu Zone III geschieht ganz allmählich. Dagegen muss der Übergang von Zone I zu Zone II überaus rasch erfolgen. Es schien mir von Interesse, dieses Verhältnis etwas näher zu beleuchten. Die Versuche wurden an einer neuen Pflanze in ganz derselben Weise wie die vorigen angestellt. Der niederste Blattwirtel 12, dessen Blätter geprüft wurden, war etwa 3,5 cm von der aus ganz winzigen Blättern bestehenden Endknospe entfernt. Von diesem Wirtel ausgehend, wurden Blätter eines jeden von den folgenden Wirteln untersucht, bis ich an der Zone I angelangt war. In der folgenden Tabelle sind die Versuche zusammengestellt; auch die Blattlänge in den verschiedenen Wirteln, insofern sie gemessen wurde, wie auch die Länge der oberhalb der betreffenden Wirtel gelegenen Internodien werden angegeben. Zum Vergleich sei erwähnt, dass die voll ausgewachsenen Blätter der Pflanze etwa 32—33 mm lang waren.

Tabelle 2.

Darstellung des jähen Übergangs zwischen den Zonen I und II bei *Elodea*. (Erklärung siehe Text!)

Nr des Blattwirtels	Blattlänge in mm	Länge der Internodien in mm	Deplasmolysezeit in Minuten		
			Harnstoff	Methylharnstoff	Glycerin
1	22	—	90	31	230
2	—	1,5	70	21	—
3	23,5	1,7	25	18	—
4	25	2	7	12	—
5	25	2	5 ½	11 ½	—
6	—	2,5	4	9	—
7	25	2	3 ½	7	—
8	26	2,5	4	7	100
9	—	3	2 ¾	5 ¾	—
10	—	3,5	3	8	—
11	27	3,5	3	7	—
12	27	4	5	6 ½	—

Einige Stichproben an derselben Pflanze sollten noch über den Übergang zwischen den Zonen II und III orientieren. Wie früher werden die Deplasmolysezeiten angeführt. Blätter ca. 1 dm nach unten von »Wirtel 12»: Harnstoff 6 ½′, Methylharnstoff 8 ½′. Ungefähr 2 dm weiter nach unten vom vorigen Punkt: Harnstoff 9′, Methylharnstoff 14 ½′. Basale Blätter (beinahe 2 dm noch weiter nach unten; Mittelwerte aus je drei Versuchen): Harnstoff 15,5′, Methylharnstoff 14,3′. Bei diesem Sprosse gehörte also die ganz überwiegende Mehrzahl der Blätter dem Typus der Zone II an: nur bei den niedersten Blättern wurde die Durchtrittsgeschwindigkeit des Harnstoffs von derjenigen seines Derivats ein wenig übertroffen.

Ein Umstand sei zur Vorbeugung von Missverständnissen ausdrücklich hervorgehoben. Der schroffe Gegensatz zwischen den Zonen I und II macht sich eigentlich nur hinsichtlich der Zellen im basalen Teile des Blattes geltend. Ich habe im Vorbeigehen beobachtet, dass die älteren Zellen in der Mitte oder Spitze eines Blattes der Zone I für Harnstoff viel stärker permeabel, die entsprechenden Zellen der Blätter der Zone II im Gegenteil schwächer durchlässig sind als die basalen Zellen derselben Blätter, wodurch der Unterschied der beiden Zonen bezüglich dieser Zellen, wenn überhaupt vorhanden, sehr abgeschwächt zum Vorschein kommt. Ich bemerkte aber, dass die am allerwenigsten permeablen Zellen der Zone I sich nicht gerade an der Stelle, die ich bei meinen Versuchen zu beobachten pflegte, befinden, sondern etwa doppelt so weit vom Grunde des Blattes entfernt und ungefähr halbwegs zwischen dem Blattrand und der Mittelrippe. Einige Experimente wurden noch vorgenommen, die sich auf diese Stelle bezogen; dabei wurde wieder eine neue Pflanze verwendet. Ausser der in den vorigen Versuchen gebrauchten Verbindungen prüfte ich jetzt auch Malonamid. Gestützt auf meine mit den früheren Versuchspflanzen gemachten Erfahrungen, konnte ich sofort ohne irgendwelche Vorprüfungen einen zum Versuch geeigneten Blattwirtel der Zone I auffinden. Dies zeugt ja von der überaus strengen Gesetzmässigkeit der geschilderten Erscheinungen: es haftet ihnen nichts Launisches an.

Versuche 637—646. 28—30. 7. 35. Temp. 22°—21° C. Die C-Werte: Zone I 0,266 GM; Zone II 0,313 GM; Zone III 0,335 GM. Alle benutzten Lösungen 0,5-molar. Die Deplasmolysezeiten:

	Zone I	Zone II	Zone III
Methylharnstoff	43 Min.	9 Min.	16 Min.
Harnstoff	4 St.	4 »	20 »
Glycerin	8 ½ »	45 »	—
Malonamid	40 »	100 »	—

Es fällt auf, dass die Deplasmolyse in Harnstoff in Zone I genau so viele Stunden nötig hatte, wie sie in Zone II Minuten in Anspruch nahm.

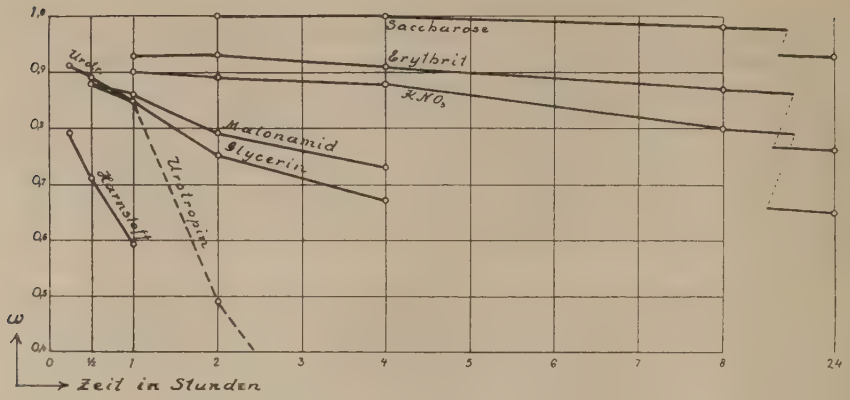


Fig. 3. Plasmolysekurven für *Elodea*, I.

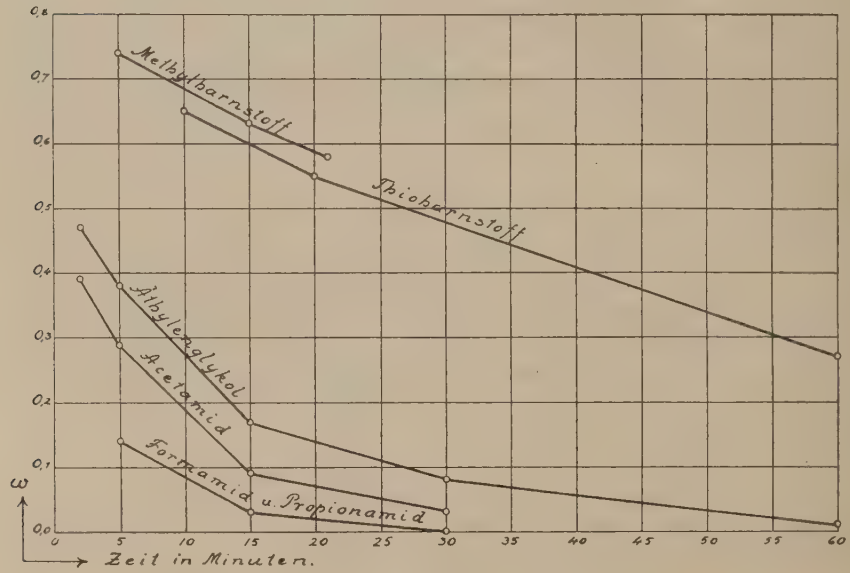


Fig. 4. Plasmolysekurven für *Elodea*, II.

Die in Fig. 3 und 4 dargestellten Plasmolysekurven sind in folgender Weise erhalten. Die Saccharosekurve basiert auf Mittelwerten der Versuche 510 und 513, die Erythritkurve und die KNO_3-Kurve auf Mittelwerten der parallelen Versuche 511 und 514 bzw. 512 und 515, die Malonamidkurve gibt das Resultat des Versuchs 516 wieder; Reduktion im Verhältnis zu Erythrit und KNO_3 lässt diese Kurve unverändert. Der Anfangsteil der Urotropinkurve (Vers. 468) ist im Verhältnis zu KNO_3 reduziert. Der letztere, mit einer unterbrochenen Linie gezeichnete Teil dieser Kurve bezieht sich auf die pathologisch beschleunigte

Tabelle 3.

Permeabilitätsreihe für *Elodea* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Elodea						Für Glycerin = 1			
»Hauptreihe»			Zone I	Zone II	Substanz	*Elodea*			*Chara*
ω	P'	$P \cdot 10^4$	$P \cdot 10^4$	$P \cdot 10^4$		»Hauptreihe»	Zone I	Zone II	
0,93	0,003	0,029	—	—	Saccharose ..	0,021	—	—	<0,04
0,85	0,015	0,14	—	—	Erythrit	0,11	—	—	0,06
0,85	0,030	0,29	—	—	KNO_3	0,21	—	—	—
0,75	0,086	0,82	0,15	2,8	Malonamid	0,61	0,21	0,45	0,19
0,75	0,14	1,3	0,71	6,1	Glycerin	1	1	1	1
0,85	0,16	1,5	—	—	Urotropin	1,1	—	—	3,5
0,7	0,67	6,4	1,5	69	Harnstoff	4,8	2,1	11	5,4
0,6	1,7	16	8,5	30	Methylharnstoff	12	12	5	9,2
0,6	2,0	19	—	—	Thioharnstoff	14	—	—	10
0,2	7,2	69	—	—	Glykol	51	—	—	58
0,2	10	95	—	—	Acetamid	71	—	—	71
0,1	16	150	—	—	Formamid	115	—	—	100
0,1	16	150	—	—	Propionamid ..	115	—	—	175

Durchlässigkeit und die hierhergehörenden Werte sind direkt aus dem Versuch entnommen, da eine Reduktion in diesem Falle keinen Sinn hätte.

Der Gang der Reduktion ist übrigens der folgende gewesen: Malonamid—Glycerin (Vers. 518); Glycerin—Harnstoff (Vers. 50); Harnstoff—Thioharnstoff (Vers. 42, 44 und 46); Harnstoff—Methylharnstoff (Vers. 508). Ganz willkürlich ist also hier das Verhältnis zwischen Harnstoff- und Methylharnstoffpermeabilität auf Grund eines im Oktober gemachten Versuches dargestellt, wo der Typus der »Zone III» extremer zutage tritt als bei den basalen Blättern der im Sommer 1935 untersuchten Pflanzen.

Angesichts der Variationen der Methylharnstoffpermeabilität habe ich es vorgezogen, die Glykolkurve nicht im Verhältnis zu der Kurve dieser Verbindung zu reduzieren, sondern ich habe sie einfach auf die Mittelwerte der Versuche 463, 152 und 150 basiert. Von hier ist die Reduktion folgenderweise vorgenommen: Glykol—Acetamid (Vers. 153); Acetamid—Formamid (Vers. 267, 271 und 265); Formamid und Glykol—Propionamid (Vers. 274 und 151).

Tabelle 3 enthält die berechneten Permeationskonstanten. Nach einer approximativen Schätzung des Verhältnisses zwischen Zellvolum und Zelloberfläche entspricht einem Zellvolumen von 1 cm^3 eine Oberfläche von etwa 1050 cm^2. Hier gilt somit die Gleichung $P = \frac{P'}{1050}$. (Eine besondere Bestimmung der spezifischen Oberflächenentwicklung der noch wachsenden Zellen der Zone I ist leider unterblieben, weshalb die diesbezüglichen P-Werte wohl

etwas zu hoch ausgefallen sind.) Für Harnstoff, Methylharnstoff, Glycerin und Malonamid sind besondere auf die Zonen I und II bezügliche Konstanten eingetragen, die auf Grund der Versuche 637—644 (S. 33) berechnet sind.

Ein Blick auf die Kolumnen, welche die auf Glycerin = 1 bezogenen Permeationskonstanten enthalten, genügt, um die sehr auffallende Übereinstimmung zwischen *Chara* und *Elodea* zu zeigen. Besonders gilt dies ja von der »Hauptreihe» von *Elodea*, wo für Harnstoff und Methylharnstoff Konstanten aufgenommen sind, die, wie oben hervorgehoben, den Typus der »Zone III» in extremer Weise vertreten. In der Tat zeigt der Vergleich, dass wirklich greifbare Unterschiede sehr spärlich sind.

Die relative Durchtrittsgeschwindigkeit des Malonamids ist offenbar bei *Elodea* im allgemeinen grösser als bei *Chara*. Doch ist zu bemerken, dass die auf Zone I bezügliche relative Malonamidkonstante mit derjenigen von *Chara* fast genau übereinstimmt.

Urotropin scheint, nach den relativen Permeationskonstanten zu urteilen, bevor die pathologische Beschleunigung eintritt, bei *Elodea* langsamer im Verhältnis zu Glycerin einzutreten als bei *Chara*. Hier ist aber ein Umstand zu beachten. Aus später zu besprechenden Gründen liegt der osmotische Koeffizient des Urotropins nicht nur bei *Elodea*, sondern auch bei anderen Objekten auffallend hoch. Die Deplasmolyse geschieht durchgehend etwas rascher als in Lösungen von Stoffen mit ähnlich hohem osmotischem Koeffizienten. Wegen der ziemlich bald einsetzenden pathologischen Durchtrittsbeschleunigung muss die Urotropinkonstante auf Grund eines Punktes im Anfangsteil der Kurve berechnet werden und fällt somit verhältnismässig niedrig aus.

Betreffs Formamid und Propionamid habe ich an *Elodea* ebensowenig wie bei *Curcuma* irgendeinen Unterschied in der Permeiergeschwindigkeit nachweisen können, wogegen bei *Chara* jener Stoff deutlich langsamer eintritt.

3. Blattepidermiszellen von Taraxacum pectinatiforme.

Als ich *Taraxacum* der Reihe meiner Versuchsobjekte einverleibte, schien es mir geboten, die genotypische Einheitlichkeit des Materials nicht zu vernachlässigen. Bekanntlich sind Bezeichnungen wie »*T. officinale*» oder »*T. vulgare*» im höchsten Grade kollektiv und umfassen in der Wirklichkeit eine sehr zahlreiche Schar von ganz distinkten, sich apomiktisch fortpflanzenden Kleinarten. Da diese in manchen Fällen deutlich verschiedene Ansprüche an den Standort zeigen, ist es klar, dass nicht nur äusserliche, morphologische, sondern auch physiologische Unterschiede zwischen ihnen bestehen. Es ist sehr gut denkbar, dass jedenfalls kleinere Verschiedenheiten auch betreffs der Permeabilitätsverhältnisse vorhanden sind. Ich habe deshalb durchaus mit derselben Art gearbeitet. Dass meine Wahl gerade auf *T. pectinatiforme*

fiel, ist kein Zufall: durch die oberseits ihrer ganzen Länge nach tiefroten Blattrippen bietet diese Art besondere Vorteile. Erstens ist die Plasmolyse in den stark anthozyanhaltigen Zellen leicht wahrzunehmen, zweitens ist die Art auch nach dem Ende der Blütezeit, wo die breiten, bei den verschiedenen Arten einander sehr ähnlichen Sommerblätter sich entwickelt haben, immer leicht zu identifizieren, denn bei keiner anderen im hiesigen Botanischen Garten wildwachsenden Sippe ist die rote Färbung der Blattrippen dermassen intensiv.

Zu den Versuchen wurden kleine Schnitte an der Oberseite der Mittelrippe gemacht. Diese dürfen nicht ganz dünn sein; sonst wird, wie es scheint, die Permeabilität pathologisch gehemmt, und auch eine ziemlich beträchtliche Anatonose habe ich bei sehr dünnen Schnitten wahrgenommen. Beim Plasmolyseeintritt adhäriert das Plasma oft ziemlich stark an der Zellwand. Deshalb sind die Schnitte vor den Versuchen viele Stunden gewässert worden, wodurch diese Ungelegenheit vermindert oder aufgehoben wird.

Der osmotische Wert der untersuchten Epidermiszellen variiert recht bedeutend, in höherem Grade als bei irgendeinem anderen meiner Objekte. Es lohnte sich deshalb nicht, kleinere Konzentrationsdifferenzen zwischen den benachbarten Lösungen als 0,3 Mol zu benutzen. Die Ungelegenheit dieses Umstands macht sich indessen nicht so stark fühlbar, erstens weil die Zellen durch einen ziemlich hohen osmotischen Wert ausgezeichnet sind, und zweitens weil ihre Permeabilität durchschnittlich ungewöhnlich gross ist.

Einzelne Versuche mit *Taraxacum* wurden schon im Sommer 1931 vorgenommen, die meisten fallen aber in den Sommer 1933. Ich betrachtete schon die ganze Untersuchung über *Taraxacum* als abgeschlossen, als im Sommer 1934 ein Vortrag von Höfler (1934 a) veröffentlicht wurde, der ein kurzes Referat über die Permeabilitätsstudien Hofmeisters enthält. Unter den Versuchsobjekten Hofmeisters befindet sich auch *Taraxacum*. Es zeigte sich, dass ziemlich grosse Diskrepanzen zwischen den von ihm erzielten Ergebnissen und den meinigen vorhanden waren. Um darüber klar zu werden, worin diese Unstimmigkeiten ihren Grund haben möchten, machte ich im Herbst 1934 und im Sommer 1935 einige neue Experimente.

Es empfiehlt sich indessen, zuerst eine Zusammenstellung der früheren Versuche vorzuführen.

Nr. 498—499.	25. 9. 33.	Temp.	20½° C.	C =	0,666	GM.	
Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,666	0,666	0,666	0,673	0,695	0,729	GM Saccharose
II C_1:	0,785	0,788	0,796	0,813	0,868	1,000	GM Erythrit
Nr. 476—478.	19. 7. 33.	Temp.	23° C.	C =	0,529	GM.	
Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,529	0,529	0,533	0,550	0,610	0,683	GM Saccharose
II C_1:	0,621	0,623	0,627	0,700	0,794	—	GM Erythrit
III C_1:	0,660	0,665	0,690	0,820	—	—	GM Malonamid

Nr. 479—481. 21. 7. 33. Temp. 22½° C. C = 0,503 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	—	0,503	—	0,503	0,515	0,560	0,645	GM Saccharose
II C_1:	0,351	0,369	0,387	0,400	0,428	0,470	—	GM KNO_3
III C_1:	0,627	0,627	0,631	0,655	0,713	0,810	—	GM Malonamid

Nr. 501—503. 30. 9. 33. 20½° C. C = 0,501 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	—	0,501	—	0,501	0,510	0,525	0,563	GM Saccharose
II C_1:	0,346	0,356	0,391	0,420	0,449	0,526	—	GM KNO_3
III C_1:	0,595	0,595	0,620	0,659	0,735	0,831	—	GM Malonamid

Nr. 504—506. 4. 10. 33. Temp. 17° C. C = 0,505 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	—	0,505	—	0,505	0,510	0,531	0,552	GM Saccharose
II C_1:	0,353	0,369	0,390	0,411	0,426	0,448	0,460	GM KNO_3
III C_1:	0,533	0,550	0,570	0,631	0,700	—	—	GM Urotropin

Nr. 472—473. 14. 7. 33. Temp. 24° C. C = 0,565 GM.

Zeit:	2′	3′	10′	15′	30′	
I C_1:	—	0,645	—	0,741	0,929	GM Urotropin
II C_1:	0,751	0,751	0,960	—	—	GM Harnstoff

Nr. 474—475. 15. 7. 33. Temp. 23½° C. C = 0,477 GM.

Zeit:	1½′	2′	4′	10′	
I C_1:	—	0,690	—	0,980	GM Harnstoff
II C_1:	0,800	—	1,000	—	GM Glycerin

Nr. 256—258. 23. 8. 31. Temp. 21° C. C = 0,520 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,520	—	0,520	0,530	0,553	GM Saccharose
II C_1:	0,255	0,261	0,310	0,355	0,440	0,495	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff
III C_1:	0,285	0,300	0,340	0,400	0,468	0,528	GM Sacch. + 0,4 GM Glycerin

Nr. 488—489. 4. 8. 33. Temp. 21° C. C = 0,355 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	2 St.	
I C_1:	0,181	0,190	0,235	0,327	0,340	GM Sacch. + 0,4 GM Glycerin
II C_1:	0,250	0,295	0,351	0,355	0,355	GM Sacch. + 0,4 GM Methylharnst.

Nr. 492—493. 30. 8. 33. Temp. 22° C. C = 0,447 GM.

Zeit:	1′	2′	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	—	0,271	0,289	0,323	0,389	0,435	GM Sacch. + 0,4 GM Methylh.
II C_1:	0,319	0,370	0,425	0,447	—	—	GM Sacch. + 0,4 GM Glykol

Nr. 482 483. 28. 7. 33. Temp. 22° C. C = 0,385 GM.

Zeit:	1′	2′	3′	5′	1 St.	
I C_1:	0,310	0,370	0,385	0,400	0,400	GM Sacch. + 0,4 GM Glykol
II C_1:	0,340	0,374	0,387	0,387	0,389	GM Sacch. + 0,4 GM Acetamid

Nr. 484—485. 31. 7. 33. Temp. 21½° C. C = 0,334 GM.

Zeit:	1′	1¾′	3′	
I C_1:	0,265	0,302	0,335	GM Sacch. + 0,4 GM Acetamid
II C_1:	0,290	0,334	—	GM Sacch. + 0,4 GM Propionamid

Nr. 486—487. 2. 8. 33. Temp. 21° C. C = 0,460 GM.

Zeit:	¼′	½′	1′	2′	5′	
I C_1:	0,460	0,460	0,460	0,460	0,460	GM Sacch. + 0,25 GM Trimethylcitrat
II C_1:	0,460	0,460	0,460	0,460	0,460	GM Sacch. + 0,25 GM Antipyrin

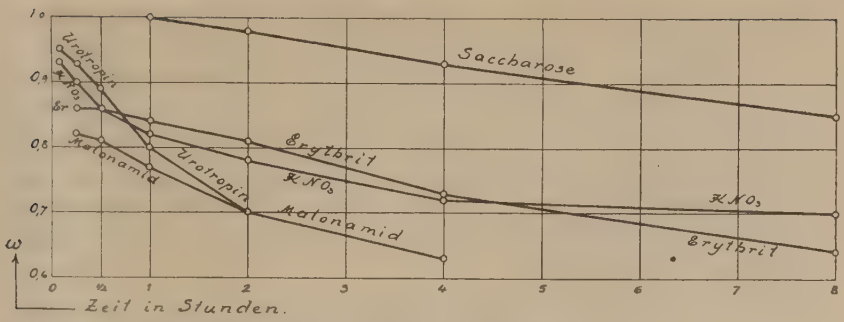


Fig. 5. Plasmolysekurven für *Taraxacum*, I.

In Fig. 5 findet man die Kurven der verhältnismässig langsam eintretenden Verbindungen.

Die Saccharosekurve ist auf Grund der aus den Versuchen 498, 476, 479, 501, 504 und 256 berechneten Mittelwerte gezeichnet. Der Gang der Reduktion war der folgende: Saccharose—KNO_3 (Vers. 480, 502 und 505); KNO_3—Urotropin (Vers. 506); KNO_3—Malonamid (Vers. 481 und 503); Saccharose—Erythrit (Vers. 499) sowie Malonamid—Erythrit (Vers. 477): die Erythritkurve hält also die Mitte zwischen den in dieser Weise erhaltenen Werten.

Es genügt schon, diese wenigen Kurven zu betrachten, damit ein sehr kennzeichnender Zug der untersuchten *Taraxacum*-Zellen auffällt: ihre absolut genommen sehr hohe durchschnittliche Permeabilität. Man sehe nur die Saccharose- oder Erythritkurve an: bei keiner den Blütenpflanzen angehörigen Art ist eine gleich grosse Durchlässigkeit für diese Stoffe nachgewiesen worden.

Einen eigenartigen Verlauf zeigt die KNO_3-Kurve: offenbar hat die Permeationsgeschwindigkeit während des Versuches in bedeutend höherem Grade, als der Verminderung des Diffusionsgefälles entspricht, abgenommen. Dies stimmt sehr gut zu den Angaben Fittings (1915) und anderer Autoren (z. B. Weixl-Hoffmann 1930), nach denen die Salzdurchlässigkeit unter Einwirkung des Salzes vermindert wird.

So deutlich wie bei *Taraxacum* war diese Erscheinung bei keinem anderen von meinen Objekten. Sie weist darauf hin, dass das Eindringen der Elektrolyte in die Zelle ein wesentlich komplizierterer Prozess sein kann als das einfache Hineindiffundieren der Nichtleiter.

Die Urotropinkurve zeigt auch bezüglich *Taraxacum* dieselbe Anomalie, von der bei *Elodea* gesprochen wurde: sie beginnt unerwartet hoch, um dann mehrere der übrigen Kurven zu schneiden.

In Fig. 6 sind die Kurven für die sehr schnell permeierenden Verbindungen Glykol, Acetamid und Propionamid dargestellt.

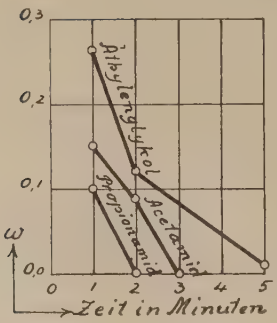


Fig. 6. Plasmolysekurven für *Taraxacum*, II.

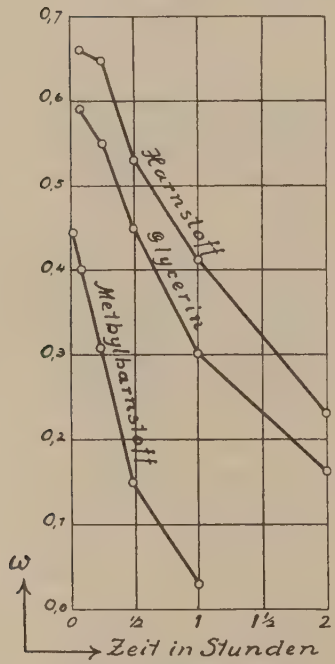


Fig. 7. Plasmolysekurven für *Taraxacum*, III.

Die Glykolkurve basiert einfach auf Mittelwerten der zwei Versuche 482 und 493. Sie ist also nicht im Verhältnis zu Kurven für langsamer eindringende Stoffe reduziert. Im Lichte von Erfahrungen, die im folgenden bald erörtert werden, würde eine solche Reduktion ziemlich belanglos sein. Im Verhältnis zu der Glykolkurve ist indessen die Kurve für Acetamid reduziert und im Verhältnis zu dieser die Propionamidkurve.

In Fig. 7 findet man Plasmolysekurven der mit mittlerer Geschwindigkeit eintretenden Verbindungen Glycerin, Harnstoff und Methylharnstoff. Das Reduktionsverfahren ist hier nicht angewandt worden.

Die Kurven für Glycerin und Harnstoff geben direkt die Resultate der Experimente 257 und 258 wieder, in welchen Partialversuchen das Permeieren dieser Verbindungen die längste Zeit verfolgt wurde. Die Permeation hat hier langsamer als bei den übrigen mit denselben Stoffen vorgenommenen Versuchen stattgefunden. Es schien demnach angebracht, die Kurve des Methylharnstoffs dem Ergebnis des Versuches 492 gemäss zu zeichnen, wo diese Verbindung auch verhältnismässig langsam (vgl. Vers. 489!) eingetreten ist.

Von den in Rede stehenden drei Substanzen ist also in den bisher mitgeteilten Versuchen Harnstoff am langsamsten, sein Methylderivat am schnellsten eingetreten.

Es ist gerade dieser Teil der Permeabilitätsreihe, der in schroffem Gegensatz zu den Befunden Hofmeisters an *Taraxacum* steht. Der Harnstoff permeiert nach seinen Angaben in die Epidermiszellen der Blattrippenoberseite etwa zehnmal schneller als Glycerin und auch noch etwas schneller als Methylharnstoff.

Es ist natürlich mehr als wahrscheinlich, dass das bei den Versuchen Hofmeisters verwendete *Taraxacum officinale* nicht derselben Kleinart angehörte, die ich studierte. Doch musste es von vornherein äusserst unwahrscheinlich dünken, dass dermassen durchgreifende Permeabilitätsunterschiede auf spezifischen Differenzen der Plasmen dieser jedenfalls

sehr nahe verwandten Sippen beruhen könnten. Worauf sind sie aber zurückzuführen?

Bei einigen im Herbst 1934 vorgenommenen Versuchen hat es sich deutlich herausgestellt, dass bei *Taraxacum*, ganz wie bei den früher behandelten *Elodea*-Blättern, sehr beträchtliche Veränderungen in den Durchlässigkeitsverhältnissen der studierten Oberhautzellen stattfinden. Blätter verschiedenen Alters weichen in dieser Hinsicht sehr voneinander ab. Bei jungen Blättern liegt die durchschnittliche Permeabilität bedeutend höher. Mit zunehmendem Alter nimmt aber offenbar die Durchlässigkeit für verschiedene Substanzen durchaus nicht in derselben Proportion ab. Die Harnstoffpermeabilität vermindert sich in weit höherem Grade als die Durchlässigkeit für Glycerin.

Die unten mitgeteilten Versuche mögen das Gesagte illustrieren. Besonders sind Harnstoff und Glycerin verglichen worden, in einem Falle indessen Harnstoff und Methylharnstoff.

Vers. 544—545. 5. 9. 34. Temp. 19° C.

Zum Versuch wurde ein junges Blatt ausgewählt. C = 0,480 GM. Die Schnitte wurden in 1-molare Lösung von Harnstoff und Glycerin eingelegt. Gemessen wurde die Zeit, während welcher die Deplasmolyse das Grenzplasmolysestadium erreichte.

Ergebnis:

Harnstoff: 3 Min.
Glycerin 10 »

Vers. 546—547. 5. 9. 34. Temp. 19° C.

Die Versuche wurden in ganz derselben Weise wie die vorigen gemacht, aber die geprüften Schnitte rührten von einem alten Blatte derselben Pflanze her. C = 0,450 GM. Ergebnis:

Harnstoff: 30 Min.
Glycerin: 30 »

Nr. 542—543. 5. 9. 34. Temp. 19° C. C = 0,490 GM. Ziemlich junges Blatt.

Zeit:	2′	5′	7′	9′	
I C_1:	0,640	0,780	—	1,0	GM Glycerin
II C_1:	0,760	0,820	1,0	—	GM Harnstoff

Nr. 548—549. 25. 10. 34. Temp. 17½° C. C = 0,411 GM. Älteres Blatt.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	45′	
I C_1:	0,478	0,472	0,528	0,655	0,760	GM Glycerin
II C_1:	0,501	0,499	0,559	0,659	0,765	GM Harnstoff

Nr. 540—541. 2. 9. 34. Temp. 18½° C. C = 0,351 GM. Altes, teilweise schon vergilbtes Blatt.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,385	0,415	0,460	0,537	0,640	GM Glycerin
II C_1:	0,385	0,415	0,465	0,580	0,724	GM Harnstoff

Nr. 554—555. 12. 12. 34. Temp 19° C. C = 0,565 GM. Ziemlich junges Blatt.

Zeit:	1′	2′	5′	15′	30′	
I C_1:	0,340	0,340	0,370	0,430	0,490	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff
II C_1:	0,385	0,395	0,425	0,490	0,540	GM Sacch. + 0,4 GM Methylharnst.

In keinem von diesen im Herbst ausgeführten Versuchen permeiert das Glycerin schneller als Harnstoff, wie es in meinen früheren Sommerversuchen getan hatte, sondern höchstens mit derselben Geschwindigkeit. Deshalb wurden im letzten Sommer (1935) noch einige Versuche über das gegenseitige Verhältnis der Harnstoff- und Glycerinpermeabilität angestellt. Bei älteren Blättern (jedoch von ganz frischem Aussehen) trat dabei das Glycerin mindestens ebenso schnell, meistens aber rascher als Harnstoff ein, während junge Blätter wieder durch ihre ausserordentlich rapide Harnstoffdurchlässigkeit ausgezeichnet waren. Ich teile hier eine Versuchsserie mit, bei der ausser den genannten zwei Verbindungen auch Methylharnstoff und Malonamid geprüft wurden.

Zu den betreffenden Versuchen wurden zwei Blätter von demselben Exemplar verwendet, beide von dem bekannten Sommerblattypus mit breiten, nur seicht gelappten Spreiten. Blatt I war jung, noch nicht ganz ausgewachsen, Blatt II ziemlich alt, indessen grün und unbeschädigt. Schnitte von den Rippen dieser Blätter wurden nach viertelstündigem Liegen in 0,3-molarer Rohrzuckerlösung in Lösungen eingelegt, die 0,3 GM Saccharose und 0,7 GM der hinsichtlich der Permeationsgeschwindigkeit zu prüfenden Verbindung enthielten. Die Zeit vom Versuchsbeginn bis zum Moment, wo die Deplasmolyse zum Stadium der Grenzplasmolyse fortgeschritten war, wurde wieder gemessen. Bei jedem Versuche wurden hier immer drei Schnitte geprüft; die unten angegebenen Zahlen sind somit die Mittelwerte.

Vers. 660—667. 1. 8. 35. Temp. 21 ½° C.
Blatt I: C = 0,420 GM. Blatt II: C = 0,615 GM.

	Bl. I		Bl. II	
Malonamid	145	Min.	330	Min.
Glycerin	43 1/3	»	17 1/3	»
Harnstoff	4	»	37 2/3	»
Methylharnstoff	1 ½	»	7	»

Das erreichte Grenzplasmolysestadium entspricht bei den Schnitten des Blattes I dem ω-Wert 0,17, bei denjenigen des Blattes II dem ω-Wert 0,45.

Aus den bei diesen Versuchen erhaltenen Werten habe ich Permeationskonstanten berechnet, die in besondere Spalten der Tabelle 4 eingeführt sind. Aus ihnen geht in frappanter Weise hervor, wie überaus bedeutend die Verminderung der Harnstoffpermeabilität mit zunehmendem Alter des Blattes gewesen ist: übertrifft doch die Harnstoffkonstante des Blattes I diejenige des Blattes II etwa zwanzigmal. Die Glycerindurchlässigkeit hat dabei gar nicht abgenommen, sie ist eher ein wenig gestiegen.

Tabelle 4.

Permeabilitätsreihe für *Taraxacum* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Taraxacum						Substanz	Für Glycerin = 1				
»Hauptreihe»			Bl. I	Bl. II	Bl. III		*Taraxacum*				*Chara*
ω	P'	$P \cdot 10^4$	$P \cdot 10^4$	$P \cdot 10^4$	$P \cdot 10^4$		»Hauptreihe»	Bl. I	Bl. II	Bl. III	
0,85	0,020	0,059	—	—	—	Saccharose ..	0,017	—	—	—	< 0,04
0,7	0,067	0,20	—	—	—	Erythrit ..	0,056	—	—	—	0,06
0,8	0,15	0,44	—	—	—	KNO_3	0,13	—	—	—	—
0,7	0,18	0,53	2,1	—	—	Malonamid ..	0,15	0,29	0,054	—	0,19
0,7	0,18	0,53	—	—	—	Urotropin ..	0,15	—	—	—	3,5
0,3	0,74	2,2	79	3,8	1,2	Harnstoff ..	0,62	11	0,46	1,4	5,4
0,3	1,2	3,5	7,4	8,2	0,89	Glycerin	1	1	1	1	1
0,3	4,8	14	210	20	—	Methylharnst.	4	28	2,4	—	9,2
0,05	45	130	—	—	—	Glykol	38	—	—	—	58
0,05	72	210	—	—	—	Acetamid ..	60	—	—	—	71
0,05	130	380	—	—	—	Propionamid	110	—	—	—	175

Damit die grossen Variationen, denen die Harnstoff- und Glycerinkonstanten sowie deren gegenseitiges Verhältnis unterworfen sind, so allseitig wie möglich durch die Tabelle zum Ausdruck gebracht werden, habe ich noch die aus den Versuchen 540—541 (S. 41) berechneten Werte (ω = 0,55) eingetragen; ich bezeichne das hierbei verwendete Blatt, dessen Zellen durch ungewöhnlich niedrige Durchlässigkeit ausgezeichnet waren, mit III.

Die in den ersten Spalten befindlichen, willkürlich als »Hauptreihe» bezeichneten Konstanten gründen sich auf die früher erwähnten, durch die Kurven der Fig. 5—7 dargestellten Versuche.

Die P-Werte der Tabelle sind gemäss dem berechneten Verhältnis zwischen Zellvolumen und Zelloberfläche aus den entsprechenden P'-Werten durch Teilung mit 3400 erhalten.

4. Wurzelepidermiszellen von Lemna minor.

Es schien erwünscht, die Permeabilität auch an Wurzelzellen zu untersuchen. Die Wurzeln von *Lemna minor* sind u. a. deshalb ein günstiges Objekt, weil die Plasmolyse ohne Schwierigkeit am intakten Organ beobachtet werden kann.

Einige Versuche mit *Lemna* wurden in Helsingfors ausgeführt, wobei das Material von einem Tümpel im Park Djurgården geholt wurde. Die höchste

Tabelle 5.

Plasmolyseversuche an Wurzelepidermiszellen von *Lemna minor*.

Nr.	Datum	Temp. °C.	C-Wert	Substanz	Anzahl der Pflanzen	Extreme Deplasmolysezeiten in Min.	Mittelwert der Deplasmolysezeiten in Min.
110—113	9. 8. 26	20,5	0,210	0,3 GM Malonamid	6	225—600	380
				0,3 GM Glycerin	8	45—170	89
				0,3 GM Laktamid	10	8— 45	22,6
				0,2 GM Harnstoff + 0,15 GM Saccharose	10	6— 73	24,7
114—115	10. 8. 26	21	0,210	0,2 GM Laktamid + 0,1 GM Saccharose	10	26— 50	38,1
				0,2 GM Dicyandiamid + 0,1 GM Saccharose	10	10— 46	31,4
117—121	13. 8. 26	21	0,210	0,2 GM Dicyandiamid + 0,15 GM Saccharose	10	85—270	137
				0,2 GM Methylharnst. + 0,15 GM Saccharose	10	26— 60	43,2
				0,2 GM Harnstoff + 0,15 GM Saccharose	11	7— 45	22,1
				0,2 GM Monacetin + 0,15 GM Saccharose	10	55—210	93
				0,2 GM Diacetin + 0,15 GM Saccharose	20	2— 11	3,9
87— 88	17. 7. 26	22	0,215	0,2 GM Methylharnst. + 0,2 GM Saccharose	6	90—180	136
				0,2 GM Harnstoff + 0,2 GM Saccharose	6	33—105	65
85— 86	16. 7. 26	22	0,215	0,2 GM Methylharnst. + 0,2 GM Saccharose	5	63—180	108
				0,2 GM Thioharnst. + 0,2 GM Saccharose	6	8— 28	16,8
103—104	4. 8. 26	20,5	0,210	0,1 GM Dimethylharnst. + 0,2 GM Saccharose	8	5— 24	12,3
				0,1 GM Thioharnstoff + 0,2 GM Saccharose	8	2— 15	6,3
175—176	5. 7. 27	20,5	0,210	0,1 GM Thioharnst. + 0,18 GM Saccharose	13	2— 23	8,3
				0,1 GM Dimethylharnst. + 0,18 GM Saccharose	15	3— 28	11,1
89— 90	20. 7. 26	21	0,215	0,2 GM Thioharnst. + 0,2 GM Saccharose	7	10— 51	21,3
				0,2 GM Pinakon + 0,2 GM Saccharose	11	2— 24	8,5

161—162	30. 6. 27	16,5	0,210	0,2 GM Glykol + 0,18 GM Saccharose	10	5— 17	7,1
				0,2 GM Pinakon + 0,18 GM Saccharose	10	2— 10	5,2
136— 137	26. 8. 26	16	0,200	0,2 GM Pinakon + 0,18 GM Saccharose	10	4— 17	11,3
				0,2 GM Formamid + 0,18 GM Saccharose	10	6— 27	12,1
138—139	26. 8. 26	15	0,200	0,2 GM Pinakon + 0,18 GM Saccharose	10	8— 35	19,7
				0,2 GM Propionamid + 0,18 GM Saccharose	10	7— 24	14,9
169—170	2. 7. 27	18	0,210	0,2 GM Glykol + 0,18 GM Saccharose	8	5— 13	9,5
				0,2 GM Succinimid + 0,18 GM Saccharose	8	3— 11	8
171— 172	4. 7. 27	18	0,210	0,2 GM Glykol + 0,18 GM Saccharose	10	4— 17	10,5
				0,2 GM Acetamid + 0,18 GM Saccharose	10	12— 29	20,4
163—164	1. 7. 27	18	0,210	0,2 GM Glykol + 0,18 GM Saccharose	21	2— 26	8,2
				0,2 GM Glycerinäthyläther + 0,18 GM Saccharose	21	3— 13	6,7
141—142	27. 8. 26	15,5	0,200	0,2 GM Glykol + 0,18 GM Saccharose	9	2— 12	6,3
				0,2 GM Propionamid + 0,18 GM Saccharose	9	4— 8	5,8
132—133	24. 8. 26	15	0,200	0,2 GM Acetamid + 0,18 GM Saccharose	10	22— 42	32,8
				0,2 GM Succinimid + 0,18 GM Saccharose	10	17— 45	28,7
127— 128	20. 8. 26	20	0,200	0,2 GM Acetamid + 0,18 GM Saccharose	15	6— 19	10,6
				0,2 GM Glycerinäthyläther + 0,18 GM Saccharose	15	5— 15	8,5
94— 96	30. 7. 26	21	0,210	0,2 GM Acetamid + 0,2 GM Saccharose	4	11— 24	18,5
				0,2 GM Formamid + 0,2 GM Saccharose	5	7— 15	10,2
				0,2 GM Propionamid + 0,2 GM Saccharose	6	4— 7	5,3
134—135	25. 8. 26	16,5	0,200	0,2 GM Glycerinäthyläther + 0,18 GM Saccharose	10	13— 22	16,9
				0,2 GM Formamid + 0,18 GM Saccharose	10	7— 21	13,3
130—131	24. 8. 26	15,5	0,200	0,2 GM Glycerinäthyläther + 0,18 GM Saccharose	10	5— 14	10,6
				0,2 GM Succinimid + 0,18 GM Saccharose	10	11— 24	15,7

Nummer dieser Versuche ist 90. Die übrigen *Lemna*-Versuche, die die grosse Mehrzahl ausmachen, sind indessen an der Zoologischen Station Tvärminne gemacht; die verwendeten Pflanzen wurden einer kleinen Wasseransammlung in der Nähe der Station entnommen.

Bei den Beobachtungen kamen die Epidermiszellen in Betracht, die sich in einer etwa 1 ½ mal den Durchmesser des Gesichtsfeldes bei schwacher Vergrösserung (Okular 1 Objektiv 3 Leitz) betragenden Entfernung vom oberen Rande der Wurzelhaube befanden.

Für Reihenversuche solcher Art, wie sie mit meinen übrigen Objekten angestellt worden sind, erwiesen sich indessen die *Lemna*-Wurzeln leider als wenig geeignet: es war meistens nicht möglich, die Bestimmung der plasmolysierenden Grenzkonzentration auszuführen. Ausserordentlich oft kam es nämlich vor, dass die Zellen in einer Lösung von höherer Konzentration schon deplasmolysiert waren, während die Plasmolyse in schwächerer Lösung noch fortdauerte.

Diese Unregelmässigkeiten wurden nicht von grossen Variationen des osmotischen Wertes, sondern von beträchtlichen Verschiedenheiten hinsichtlich der Permeabilität verursacht. Sogar bei Wurzeln, die gleich lang und auch sonst einander äusserlich ganz ähnlich sind, können die beobachteten Hautzellen der einen durch beträchtlich höhere durchschnittliche Permeabilität ausgezeichnet sein als die der anderen. Noch grössere Abweichungen kommen nicht selten zum Vorschein, wenn die verglichenen Wurzeln von verschiedener Länge sind.

Strugger (1934) hat durch Untersuchungen über Plasmolyseform und -zeit die Existenz eines protoplasmatischen Gefälles in den *Lemna*-Wurzeln nachgewiesen, das mit der physiologischen Zonierung parallel ist. Ziehe ich dazu noch meine früher besprochenen Erfahrungen an *Elodea* in Betracht, so scheint es mir jetzt sehr wahrscheinlich, dass die wahrgenommenen Variationen in der Durchlässigkeit vorwiegend davon abhängen, dass die beobachteten Zellen nicht immer im gleichen Grade ausgewachsen waren.

Unter diesen Umständen schien es angebracht, bei den Untersuchungen über *Lemna* mit Mittelwerten an mehreren Pflanzen gemachter Beobachtungen zu operieren. Im allgemeinen ist bei einem *Lemna*-Versuch nur eine einzige Lösung der zu untersuchenden Verbindung gebraucht worden. In diese wurde eine ganze Reihe von Pflanzen versetzt, die Zeit vom Versuchsbeginn bis zum Moment, wo die Deplasmolyse bis zum Grenzplasmolysestadium fortgeschritten war, beobachtet und das arithmetische Mittel der so erhaltenen Werte berechnet. In dieser Weise ist an *Lemna* eine grössere Anzahl von Stoffen als an meinen übrigen Objekten hinsichtlich ihrer Durchtrittsgeschwindigkeit geprüft worden.

Zuweilen wurden nicht nur zwei, sondern mehrere Verbindungen fast gleichzeitig in Parallelversuchen untersucht.

In den allermeisten Fällen wurde die Partialdrucksmethode verwendet, und die benutzte Saccharosekonzentration lag meistens wenig niedriger als die plasmolysierende Grenzkonzentration.

Die Versuchsergebnisse werden in Tabelle 5 mitgeteilt.

Ausser den in die tabellarische Zusammenstellung aufgenommenen Verbindungen wurden noch einige Stoffe untersucht, deren Permeiergeschwindigkeit so gross ist, dass überhaupt kein plasmolytischer Effekt mit ihnen zu erzielen war. Die Lösungen, die mit diesem Ergebnis geprüft wurden, enthielten ausser 0,200 GM Saccharose (*C*-Wert der Zellen 0,210) folgende Verbindungen in hier angegebener Konzentration: 0,2 GM Trimethylcitrat, 0,2 GM Antipyrin, 0,3 GM Butyramid, 0,3 GM Valeramid, 0,4 GM Methyluretan, 0,4 GM Äthyluretan, 1 GM Methylalkohol und 1 GM Äthylalkohol.

Am langsamsten permeiert von diesen Verbindungen offenbar Butyramid, denn in einzelnen Wurzeln wurde in dieser Lösung eine schnell vorübergehende Plasmolyse in einigen Zellen beobachtet; meistens blieb aber auch hier der plasmolytische Effekt vollkommen aus.

Es seien hier noch ein paar nach der sonst von mir verwendeten Methode gemachte Versuche mitgeteilt, bei denen die Unregelmässigkeiten sich weniger als gewöhnlich geltend machten, so dass eine ziemlich genaue Bestimmung der plasmolysierenden Grenzkonzentration möglich war.

Nr. 55—56. 29. 6. 26. Temp. 22° C. C = 0,200 GM.

Zeit:	10′	20′	30′	1 St.	2 St.	4 St.
I C_1:	—	—	0,240	0,270	0,312 GM Glyc.	0,35 GM Glycerin + 0,031 GM Sacch.
II C_1:	0,020	0,090	0,160	—	—	GM Sacch. + 0,35 GM Harnstoff

Nr. 123—124. 15—16. 8. 26. Temp. 22° C. C = 0,200 GM.

Zeit:	3 St.	22 St.	
I C_1:	0,200	0,215	GM Saccharose
II C_1:	0,208	0,228	GM Erythrit

Beim Berechnen der in Tabelle 6 aufgenommenen Permeationskonstanten für *Lemna* ist in folgender Weise verfahren worden. Die Glykolkonstante bildet den Ausgangspunkt für die Reduktion der übrigen Konstanten und repräsentiert das Mittel der aus den Versuchen 141, 161, 163, 169 und 171 berechneten Werte. In vielen Fällen ist die Permeationskonstante eines Stoffes der Mittelwert der durch Reduktion im Verhältnis zu zwei oder mehreren anderen Verbindungen erhaltenen Werte.

Der Gang der Reduktion ist der folgende gewesen: Glykol—Glycerinäthyläther (Vers. 164). Glykol—Succinimid (Vers. 170) und Glycerinäthyläther—Succinimid (Vers. 131). Glykol—Pinakon (Vers. 162). Glykol—Propionamid (Vers. 142) und Pinakon—Propionamid (Vers. 139). Glycerinäthyläther—Formamid (Vers. 135), Pinakon—Formamid (Vers. 137) und Propionamid—Formamid (Vers. 96).

Tabelle 6.

Permeabilitätsreihe für *Lemna* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Lemna		Substanz	Für Glycerin = 1	
P'	$P \cdot 10^4$		*Lemna*	*Chara*
0,0033	0,018	Saccharose	0,017	<0,04
0,0058	0,032	Erythrit	0,031	0,06
0,043	0,24	Malonamid	0,23	0,19
0,19	1,1	Glycerin	1	1
0,42	2,3	Dicyandiamid	2,2	1,5
0,60	3,3	Laktamid	3,2	7,5
0,62	3,4	Monacetin	3,3	21
1,3	7,2	Methylharnstoff	6,8	9,2
2,6	14	Harnstoff	13,7	5,4
5,3	29	Dimethylharnstoff	28	46
8,4	47	Thioharnstoff	44	10
10	56	Acetamid	53	71
15	83	Glykol	79	58
15	83	Succinimid	79	79
15	83	Diacetin	79	108
18	100	Glycerinmonoäthyläther	95	104
18	100	Formamid	95	104
21	117	Pinakon	111	—
22	122	Propionamid	116	175

Glykol—Acetamid (Vers. 172). Succinimid—Acetamid (Vers. 132), Glycerinäthyläther—Acetamid (Vers. 127), Formamid und Propionamid—Acetamid (Vers. 94). Pinakon—Thioharnstoff (Vers. 89). Thioharnstoff—Dimethylharnstoff (Vers. 103 und 176). Thioharnstoff—Methylharnstoff (Vers. 85). Methylharnstoff—Harnstoff (Vers. 88 und 119). Harnstoff und Methylharnstoff—Dicyandiamid (Vers. 117). Harnstoff und Methylharnstoff—Monacetin (Vers. 120). Harnstoff und Methylharnstoff—Diacetin (Vers. 121). Dicyandiamid—Laktamid (Vers. 114) und Harnstoff—Laktamid (Vers. 112). Harnstoff und Laktamid—Glycerin (Vers. 111). Harnstoff und Laktamid—Malonamid (Vers. 110).

Die Konstanten für Saccharose und Erythrit sind auf Grund der 22-Stundenwerte der Versuche 123—124 berechnet; sie sind nicht im Verhältnis zu den übrigen Werten der Tabelle reduziert.

Nach meiner approximativen Schätzung der relativen Oberflächenentwicklung der untersuchten *Lemna*-Zellen entspricht einem Zellvolumen von 1 cm^3 eine Oberfläche von etwa 1800 cm^2. Hier gilt somit die Gleichung

$$P = \frac{P'}{1800}.$$

Ein Blick auf die rechts stehenden Kolumnen der Tabelle zeigt, neben vielen Übereinstimmungen zwischen den Permeabilitätszahlen von *Chara* und *Lemna* auch einige deutliche Unterschiede. Von diesen verdienen besonders die folgenden genannt zu werden.

Harnstoff permeiert im Verhältnis zu Glycerin bei *Lemna* noch beträchtlich schneller als bei *Chara*. Dieser Unterschied würde noch extremer ausfallen, wenn die betreffenden Konstanten für *Lemna* auf Grund der oben mitgeteilten Reihenversuche 123—124 berechnet würden.

Auch Thioharnstoff tritt auffallend rasch in die *Lemna*-Zellen ein. Die Permeationskonstante dieser Verbindung ist bei *Chara* etwa 10 mal bei *Lemna* zwischen 40 und 50 mal grösser als diejenige des Glycerins.

Ganz umgekehrt verhalten sich Methylharnstoff sowie Dimethylharnstoff. Im Verhältnis zu Glycerin permeieren diese Stoffe langsamer als bei *Chara*. *Lemna* verhält jenen öfters nicht ganz gewöhnlichen Typus, bei dem Methylharnstoff von seiner Stammsubstanz hinsichtlich des Durchtrittsvermögens übertroffen wird. Bei meinen Versuchen ist die Deplasmolyse im Harnstoff doppelt schneller eingetreten. Im Hinblick auf meine früher besprochenen Erfahrungen betreffs *Elodea* muss indessen die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass vielleicht auch bei *Lemna* das Verhältnis zwischen Harnstoff- und Methylharnstoffpermeabilität Variationen unterworfen ist.

Die Permeengeschwindigkeit der Acetone ist bei *Lemna* verhältnismässig klein. Besonders auffällig ist dies bezüglich des Monacetins.

Acetamid dürfte bei *Lemna* zweifellos langsamer als Glykol eintreten, während bei *Chara* das Umgekehrte der Fall ist.

Absolut genommen liegt die durchschnittliche Permeabilität der untersuchten *Lemna*-Zellen recht hoch, doch kann sie in dieser Hinsicht nicht entfernt mit derjenigen von *Chara* wetteifern.

5. Blattzellen von Plagiothecium denticulatum.

Die Moose waren unter meinen Versuchsobjekten durch *Plagiothecium denticulatum* vertreten, ihe Blätter dieser Art sind für plasmolytische Versuche gut geeignet. Das Material wurde von einer Felsenwand in Munksnäs bei Helsingfors gelöst und auf einem feuchten Teller aufbewahrt. In den Versuchen wurden die grössten und blattreichsten Sprosse ausgewählt. In jedes Versuchsgefäss wurde immer ein ganzes Blatt eingelegt. Bei der Abschätzung des Plasmolysegrades ist nicht auf sämtliche Zellen eines Blattes Rücksicht genommen. Gegenstand der Beobachtungen waren nur die relativ grossen Basalzellen. Die Variationen des osmotischen Druckes bei den Blättern eines *Plagiothecium*-Sprosses sind nicht ganz unbeträchtlich, weshalb das Intervall zwischen den abgestuften Konzentrationen einer Reihe etwas grösser als

bei den Versuchen mit den meisten übrigen Objekten gewählt werden musste: in den allermeisten Experimenten betrug die Differenz 0,02 Mol.

Nr. 530—533. 30. 12. 33. Temp. 18—19° C. C = 0,440 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	—	0,440	—	0,442	0,448	GM Saccharose
II C_1:	—	—	—	0,472	0,470	0,470	0,480	0,490	GM Erythrit
III C_1:	—	—	0,440	0,440	0,440	0,450	0,474	0,560	GM Urotropin
IV C_1:	0,315	0,321	0,328	0,373	—	—	—	—	GM KNO_3

Nr. 423—424. 28. 1. 33. Temp. 19°—18° C. C = 0,436 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,461	0,461	0,467	0,475	0,539	0,589	—	GM Urotropin
II C_1:	0,525	0,525	0,527	0,531	0,535	0,540	0,645	GM Glycerin

Nr. 432—433. 10. 2. 33. Temp. 19½° C. C = 0,460 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,481	0,481	0,508	0,540	0,590	GM Urotropin
II C_1:	0,573	0,577	0,607	0,680	0,791	GM Malonamid

Nr. 429—430. 4. 2. 33. Temp. 19° C. C = 0,434 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	—	0,487	0,485	0,490	0,517	0,551	GM Glycerin
II C_1:	0,521	0,521	0,550	0,579	0,635	0,721	GM Malonamid

Nr. 554 b—555 b. 29. 9. 34. Temp. 19° C. C = 0,486 GM.

Zeit:	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,501	0,510	0,517	0,553	GM Glycerin
II C_1:	0,520	0,527	0,566	—	GM Malonamid

Nr. 550—551. 15. 9. 34. Temp. 25° C. C = 0,407 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,437	0,437	0,442	0,456	0,487	GM Malonamid
II C_1:	0,273	0,276	0,305	0,345	0,396	GM KNO_3

Nr. 420. 18. 1. 33. Temp. 18—19° C. C = 0,532 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	0,660	0,668	0,707	0,755	GM Malonamid

Nr. 417—418. 16. 1. 33. Temp. 18°—19° C. C = 0,497 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	—	0,577	0,580	0,584	0,620	0,662	GM Glycerin
II C_1:	0,601	0,607	0,662	—	—	—	GM Harnstoff

Nr. 426—427. 30. 1. 33. Temp. 19° C. C = 0,450 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,527	0,527	0,540	0,600	0,864	GM Harnstoff
II C_1:	0,557	0,561	0,678	0,990	—	GM Methylharnstoff

Nr. 519—520. 21. 11. 33. Temp. 18°—19° C. C = 0,500 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	13′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	—	0,630	—	—	0,630	0,770	1,0	GM Methylharnstoff
II C_1:	0,718	0,730	0,830	1,0	—	—	—	GM Glykol

Nr. 521—522. 23. 11. 33. Temp. 19° C. C = 0,474 GM.

Zeit:	½′	1′	2′	2½′	5′	7′	
I C_1:	—	0,679	0,670	—	0,837	1,0	GM Glykol
II C_1:	0,725	0,725	—	1,0	—	—	GM Acetamid

Nr. 534—535. 12. 1. 34. Temp. 18° C. C = 0,410 GM.

Zeit:	1′	5′	8′	15′	20′	2 St.	
I C_1:	0,354	0,362	—	0,385	0,410 [1])	0,410	GM Sacch. + 0,2 GM Acetamid
II C_1:	0,370	0,392	0,410 [1])	—	—	0,410	GM Sacch. + 0,2 GM Propionamid

Nr. 528—529. 4. 12. 33. Temp. 19½° C. C = 0,431 GM.

Zeit:	1′	5′	7′	9′	
I C_1:	0,391	0,420	0,431	—	GM Sacch. + 014 GM Propionamid
II C_1:	0,375	0,400	—	0,431	GM Sacch. + 0,14 GM Methylcitrat

Nr. 552—553. 22. 9. 34. Temp. 18° C. C = 0,370 GM.

Zeit:	1′	5′	8′	15′	16′	33′	
I C_1:	0,330	0,330	0,340	0,360	—	0,370	GM Sacch. + 0,14 GM Methylcitr.
II C_1:	0,333	0,333	0,360	—	0,370	—	GM Sacch. + 0,14 GM Propionam.

Nr. 552 b—553 b. 22. 9. 34. Temp. 18° C. C = 0,370 (Derselbe Spross wie in Vers. 552—553).

Zeit:	1′	5′	8′	11′	13′	21′	
I C_1:	0,346	0,343	—	0,360	—	0,370	GM Sacch. + 0,14 GM Methylcitrat
II C_1:	0,340	0,347	0,360	—	0,370	—	GM Sacch. + 0,14 Propionamid

Nr. 526—527. 3. 12. 33. Temp 19° C. C = 0,414 GM.

Zeit:	1′	5′	6′	10′	15′	19′	1 St.	
I C_1:	0,387	0,400	0,414	—	—	—	0,414	GM Sacch. + 0,14 GM Antipyrin
II C_1:	0,380	0,386	—	0,393	0,407	0,414	0,414	GM Sacch. + 0,14 GM Methylcitrat

Nr. 523. 29. 11. 33. Temp. 18° C. C = 0,474 GM

Zeit:	2′	5′	10′	15′	1 St.	
C_1:	0,432	0,470	0,476	0,476	0,476	GM Sacch. + 0,12 GM Antipyrin

Über die in den Fig. 8 und 9 dargestellten Plasmolysekurven sind einige Aufschlüsse am Platze. Die Saccharosekurve gibt direkt das Resultat des Versuchs 530 wieder. Einen grösseren Rückgang der Plasmolyse als den winzigen bei diesem Versuch zum Vorschein gekommenen habe ich nicht an *Plagiothecium* beobachtet. Die Kurve für Urotropin basiert auf Mittelwerten der Versuche 423, 432 und 532. Von der Erythritkurve ist der Anfangsteil im Verhältnis zu Urotropin reduziert; die Punkte des späteren Teils dieser Kurve sind durch Reduktion im Verhältnis zu den vorhergehenden Punkten derselben Kurve berechnet. Auch der Anfangsteil der KNO_3-Kurve ist im Verhältnis zur Urotropinkurve reduziert (Vers. 533), während der Schlussteil aus dem Vers. 551 erhalten ist (Reduktion im Verhältnis zu den vorhergehenden Punkten). Der weitere Gang der Reduktion kann folgendermassen angedeutet werden: KNO_3— Malonamid (Vers. 550) und Urotropin—Malonamid (Vers. 433); die Malonamidkurve hält also die Mitte zwischen den so erhaltenen Werten. Urotropin—Glycerin (Vers. 424) und Malonamid —Glycerin (Vers. 429 und 554 b). Glycerin—Harnstoff (Vers. 418). Harnstoff—Methylharnstoff (Vers. 427). Methylharnstoff— Glykol (Vers. 520). Glykol— Acetamid (Vers. 522); hier wurde die Reduktion in der Weise vorgenommen, dass für den der Grenzplasmolyse in der konzentriertesten Acetamidlösung entsprechenden ω-Wert als Abszisse 5 Min. anstatt der beobachteten Zeit 2½ Min. eingetragen ist, indem Glykol im parallelen Versuch etwa

[1]) Bei diesen und den folgenden Versuchen habe ich versucht, die Minute möglichst genau festzustellen, in welcher die Permeation ihre Gleichgewichtslage erreichte.

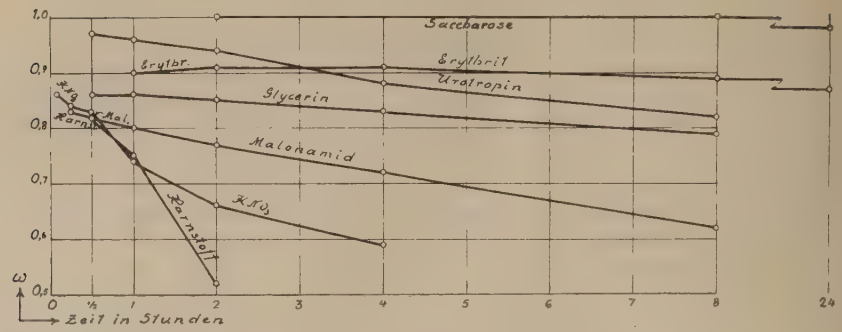


Fig. 8. Plasmolysekurven für *Plagiothecium*, I.

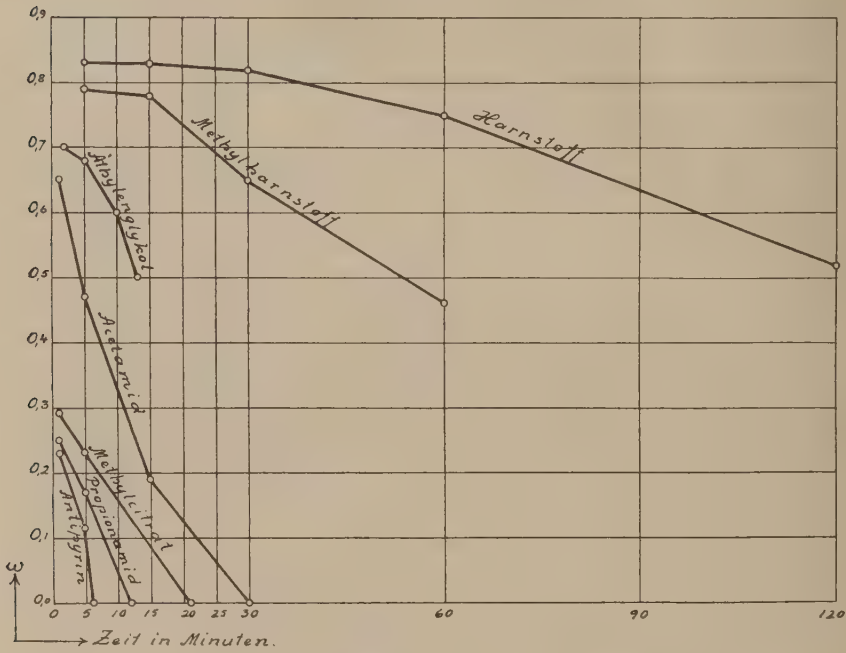


Fig. 9. Plasmolysekurven für *Plagiothecium*, II.

doppelt schneller permeiert hatte als im Vers. 520, worauf die Kurve dieser Verbindung basiert. Die Propionamidkurve ist nicht im Verhältnis zu Acetamid reduziert. Der ω-Wert des Acetamids für 1′ im Vers. 534 liegt auffallend niedrig, und der entsprechende Propionamidwert im parallelen Versuch 535 müsste deshalb beträchtlich erhöht werden. Nun ist aber dieser Propionamidwert der grösste, der in den vier Versuchen, wo dieser Stoff geprüft worden ist, beobachtet wurde. Ich habe es deshalb vorgezogen, die Kurven für Propionamid und Methylcitrat entsprechend den Mittelwerten der drei Versuchspaare

Tabelle 7.

Permeabilitätsreihe für *Plagiothecium* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen

Plagiothecium			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Plagiothecium*	*Chara*
0,98	0,0008	0,003	Saccharose	0,03	<0,04
0,87	0,0058	0,02	Erythrit	0,19	0,06
0,82	0,025	0,09	Urotropin	0,83	3,5
0,79	0,030	0,11	Glycerin	1	1
0,65	0,063	0,23	Malonamid	2,1	0,19
0,65	0,19	0,69	KNO_3	6,3	—
0,65	0,30	1,1	Harnstoff	10	5,4
0,65	0,86	3,1	Methylharnstoff	29	9,2
0,5	3,4	12	Glykol	110	58
0,3	6,6	24	Acetamid	220	71
0,1	9,9	36	Trimethylcitrat	330	320
0,1	17	62	Propionamid	570	175
0,1	28	102	Antipyrin	930	300

528—529, 552—553 und 552 b—553 b zu zeichnen. Im Verhältnis zu Methylcitrat ist die Antipyrinkurve reduziert (Vers. 526). Durch Reduktion im Verhältnis zu Propionamid habe ich den Schlussteil der Acetamidkurve aus dem Vers. 534 erhalten. Da Propionamid im Parallelversuch 535 binnen 8 Min. bis zur Gleichgewichtslage permeiert hatte, während die mittlere entsprechende Zeit in den Vers. 529; 553 und 553 b 12 Min. betrug, habe ich den ω-Wert des Acetamids für 15′ mit $^{12}/_{8}$ multipliziert; ebenso ist mit der Anzahl Minuten verfahren worden, die im Acetamidversuch bis zur Erreichung der Gleichgewichtslage nötig war.

Die berechneten Permeationskonstanten für *Plagiothecium* findet man in der Tabelle 7. Die einem Zellvolumen von 1 cm^3 entsprechende Oberfläche wurde bei den Basalzellen des *Plagiothecium*-Blattes auf 2750 cm^2 geschätzt: die P-Werte wurden somit aus den P'-Werten durch Division mit dieser Zahl erhalten.

Besonders folgende Züge der *Plagiothecium*-Reihe fallen beim Vergleich mit der *Chara*-Reihe in die Augen:

Harnstoff sowie Methylharnstoff permeieren im Verhältnis zu Glycerin bei *Plagiothecium* entschieden schneller als bei *Chara*.

Malonamid, welches bei, soviel ich weiss, allen bisher untersuchten Zellarten bezüglich der Permeiergeschwindigkeit von Glycerin bedeutend — bei *Chara* etwa 5 mal — übertroffen wird, tritt in die *Plagiothecium*-Zellen etwa doppelt schneller als dieser Stoff ein.

Grösser als gewöhnlich ist die Überlegenheit des Acetamids betreffs des Durchtrittsvermögens gegenüber Glykol; und doch permeiert auch diese Verbindung hier im Verhältnis zu Glycerin schneller als bei *Chara*.

Propionamid scheint bei *Plagiothecium* etwas rascher als Trimethylcitrat einzutreten; bei allen meinen übrigen Objekten sowie auch bei *Chara* ist das Umgekehrte der Fall.

Die Permeationskonstante des Urotropins ist bei *Plagiothecium* etwas kleiner, bei *Chara* etwa dreimal grösser als die des Glycerins. Es ist aber zu beachten, dass Urotropin auch bei *Plagiothecium* dieselbe Anomalie zeigt, die früher (S. 36 und 39) betreffs *Elodea* und *Taraxacum* besprochen wurde.

Durchschnittlich ist die Permeabilität bei *Plagiothecium* niedrig. Teilweise kann dies darauf beruhen, dass die allermeisten Experimente mit diesem Objekt im Winter gemacht worden sind, wo ja, soweit bekannt, die Durchlässigkeit ganz allgemein kleiner als in der wärmeren Jahreszeit ist.

6. Pylaiella litoralis.

Die auch an unseren Meeresküsten häufige *Pylaiella litoralis* vertritt unter meinen Versuchsobjekten die Braunalgen. Das Versuchsmaterial wurde an der Insel Drumsö bei Helsingfors eingesammelt und aufbewahrt in dem S. 11 genannten »künstlichen Meerwasser», das auch bei den Versuchen als Lösungsmittel diente. Die Alge gedieh hier vortrefflich. In den *Pylaiella*-Zellen, die bekanntlich in einfachen, verzweigten Reihen geordnet sind, ist die Plasmolyse leicht zu beobachten. Ein gewisser Nachteil dieses Objektes liegt darin, dass es gegen einige organische Verbindungen etwas empfindlich ist.

Bei meinen Versuchen hat sich vor allem Urotropin als giftig gezeigt, und dies in so hohem Grade, dass auf die Untersuchung seiner Permeation in die *Pylaiella*-Zellen verzichtet werden musste. Auch Methylharnstoff wirkt schädlich und konnte nicht in Lösung von höherer Konzentration als 0,2 Mol verwendet werden. Zellen, die während der Versuche eventuell gestorben sind, unterscheiden sich im Aussehen sehr bald von den lebenden durch die Farbe der Chromatophoren: diese werden bei den toten Zellen grün, augenscheinlich weil der braune Farbstoff nach aussen diffundiert.

Bei den allermeisten Versuchen betrugen die Intervalle der abgestuften Lösungsreihe 0,02 Mol.

Nr. 301—303. 14. 2. 32. Temp. 18° C. C = 0,700 GM.

Zeit:	15′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,700	—	—	0,700	—	0,708	GM Saccharose
II C_1:	0,104	0,105	0,116	0,127	0,130	0,140	GM Sacch. + 0,7 GM Erythrit
III C_1:	0,200	0,212	0,260	0,337	—	—	GM Sacch. + 0,7 GM Malonamid

Nr. 398—400. 20. 11. 32. Temp. 16°—17° C. C = 0,669 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,669	—	—	—	—	0,673	GM Sacch.
II C_1:	—	0,750	—	—	0,756	0,760	0,780	0,820	GM Erythrit
III C_1:	0,871	0,874	0,912	0,940	0,990	—	—	—	GM Glycerin

Nr. 401—402. 6. 12. 32. Temp. 18° C. C = 0,700 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	0,700	—	—	—	0,713	GM Saccharose
II C_1:	0,517	0,517	0,520	0,524	0,538	0,565	0,577	0,630	GM Sacch. + 0,25 GM Glycerin

Nr. 404—405. 9. 12. 32. Temp. 19° C. C = 0,700 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,180	0,180	0,180	0,200	0,210	0,252	0,327	GM Sacch. + 0,7 GM Malonamid
II C_1:	0,169	0,169	0,173	0,186	0,208	0,320	—	GM Sacch. + 0,7 GM Glycerin

Nr. 413—414. 8. 1. 33. Temp. 18° C. C = 0,692 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,193	0,193	0,197	0,210	0,250	0,285	0,345	GM Sacch. + 0,7 GM Malonamid
II C_1:	0,160	0,169	0,180	0,220	0,272	0,329	0,380	GM Sacch. + 0,7 GM Glycerin

Nr. 410—411. 31. 12. 32. Temp. 18° C. C = 0,720 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	1 St	2 St.	4 St.	8 St.	
IC_1:	0,184	0,184	0,200	0,220	0,253	0,296	0,385	0,450	GM Sacch. + 0,7 GM Glycerin
IIC_1:	0,220	0,230	0,287	0,313	0,380	—	—	—	GM Sacch. + 0,7 GM Harnstoff

Nr. 415—416. 10. 1. 33. Temp. 18° C. C = 0,720 GM.

Zeit:	2′	5′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
IC_1:	0,305	0,320	0,374	0,452	0,525	0,605	0,628	GM Sacch. + 0,7 GM Harnstoff
IIC_1:	0,620	0,632	0,650	—[1])	—	—	—	GM Sacch. + 0,2 GM Methylharnstoff

Nr. 298—300. 9. 2. 32. Temp. 18° C. C = 0,715 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,715	—	—	0,720	GM Saccharose
II C_1:	0,605	0,640	0,660	0,684	—	0,720	GM Sacch. + 0,2 GM Harnstoff
III C_1:	0,655	0,680	0,700	—	—	—[2])	GM Sacch. + 0,2 GM Methylharnstoff

Nr. 406—407. 22. 12. 32. Temp. 20°—19° C. C = 0,729 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
IC_1:	0,670	0,671	—	0,680	0,690	0,710	0,731	0,731	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnst.
IIC_1:	0,605	0,635	0,700	0,728	0,728	—	—	0,728	GM Sacch. + 0,8 GM Glykol

Nr. 289—290. 16. 1. 32. Temp. 17° C. C = 0,740 GM.

Zeit:	1′	3′	5′	10′	4 St.	
I C_1:	0,627	0,670	0,705	0,740	0,746	GM Sacch. + 0,8 GM Glykol
II C_1:	0,640	0,689	0,707	0,740	0,746	GM Sacch. + 0,8 GM Acetamid

---

[1]) Die Zellen offenbar geschädigt.
[2]) Die Zellen tot.

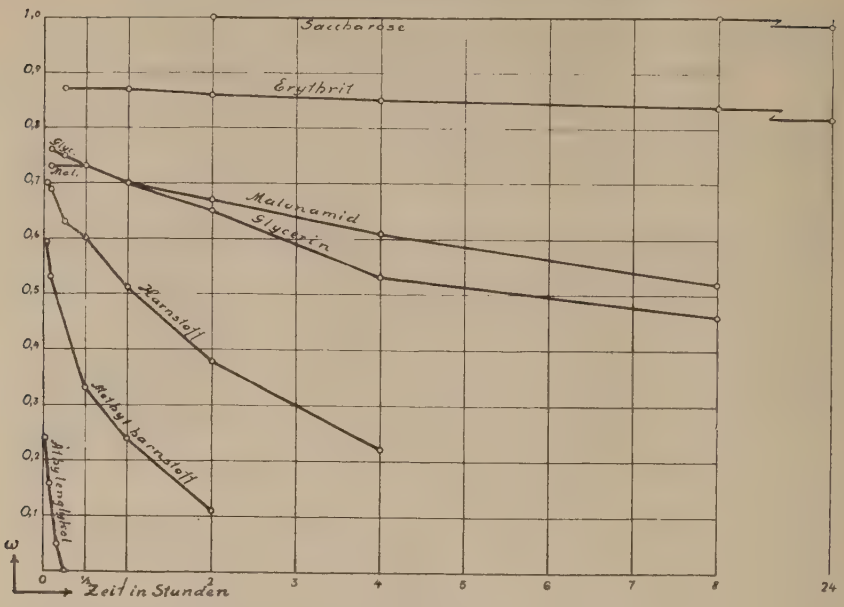


Fig. 10. Plasmolysekurven für *Pylaiella*.

Nr. 292—294. 19. 1. 32. Temp. 17° C. C = 720 GM.

Zeit:	½′	1′	1½′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′	1 St.	
IC_1:	—	0,583	—	0,595	0,620	0,650	0,670	0,700	0,713	0,720	0,720	GM Sacch. + 0,8 GM Glykol
IIC_1:	—	0,611	—	0,630	0,653	0,680	0,700	0,710	0,720	—	0,720	GM Sacch. + 0,8 GM Acetamid
$IIIC_1$:	0,710	—	0,720	—	—	—	—	—	—	—	—	GM Sacch. + 0,8 GM Propionamid

Nr. 291—291 b. 19. 1. 33. Temp. 17° C. C = 0,720 GM.

Zeit:	5″	15″	½′	1′	2′	3′	
$I C_1$:	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	GM Sacch. + 0,25 GM Trimethylcitrat
$II C_1$:	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	GM Sacch. + 0,25 GM Antipyrin

Die Basis des Systems der reduzierten Kurven in Fig. 10 ist die Glycerinkurve, berechnet aus den fünf Versuchen 400, 402, 405, 410 und 414. Im Verhältnis zu dieser wurde die Malonamidkurve reduziert (Vers. 404 und 413). Der Anfang der Erythritkurve gründet sich auf Mittelwerte der durch Reduktion im Verhältnis zu Malonamid (Vers. 302) und zu Glycerin (Vers. 399) erhaltenen Zahlen. Der spätere Teil dieser Kurve ist im Verhältnis zu den früheren Punkten derselben Kurve reduziert. Die Reduktion der Harnstoffkurve geschah bis zu dem Punkt für 1 Stunde im Verhältnis zu Glycerin (Vers. 411). Durch Reduktion im Verhältnis zu diesem Punkt ist der spätere Teil der Kurve aus den Versuchen 299 und 415 erhalten. Bei den Versuchen 299—300 wurde ich durch einen Zufall verhindert, die ersten Beobachtungen früher als 30 Min. nach Versuchsbeginn zu machen. Harnstoff und Methylharnstoff wurden deshalb noch in den Versuchen 415—416 gleichzeitig geprüft. Leider waren diesmal die schäd-

lichen Wirkungen des Methylharnstoffs schon nach ½ Stunde, noch deutlicher nach 1 Stunde ziemlich auffällig, obwohl bei dem früheren Versuch an den Algenfäden nach dieser Zeit jedenfalls äusserlich nichts Verdächtiges zu sehen war. Unter diesen Verhältnissen ist der Anfang der Methylharnstoffkurve aus dem Versuch 416 berechnet, das Ende wiederum nur aus dem Versuch 300 (Reduktion im Verhältnis zu Harnstoff). Die Glykolkurve ist im Verhältnis zu Methylharnstoff reduziert. In den Versuchen 406—407, in denen diese Stoffe gleichzeitig geprüft wurden, war deren Konzentration nicht gleich gross. Weil Glykol sehr schnell in die *Pylaiella*-Zellen dringt und der osmotische Koeffizient demgemäss niedrig ist, war es nämlich wünschenswert, dass es in ziemlich hoher Konzentration verwendet wurde, während die Methylharnstoffslösung wegen der Schädlichkeit dieser Verbindung nur 0,15-molar war. Das Verhältnis der Permeiergeschwindigkeiten des Glykols und des Acetamids dürfte gewiss am exaktesten aus den Versuchen 292—293 hervorgehen, in denen der Rückgang der Plasmolyse sehr genau durch jede Minute gemachte Beobachtungen verfolgt wurde. Da in diesem Versuch die osmotische Gleichgewichtslage bezüglich des Glykols nach 8 Minuten, betreffs des Acetamids nach 7 Minuten erreicht wurde, habe ich in diesem Falle den in die Tabelle 8 eingeführten P'-Wert des Acetamids einfach als $^8/_7$ des P'-Werts des Glykols berechnet. In entsprechender Weise ist der P'-Wert des Propionamids aus dem des Acetamids durch Multiplikation mit $^{14}/_3$ gewonnen. (Vgl. Vers. 294!)

Der ω-Wert der Saccharose für 24 Stunden, der von einen sehr unbeträchtlichen Rückgang der Plasmolyse zeugt, stellt einfach das Mittel der Ergebnisse der Versuche 298, 301, 398 und 401 dar.

Trimethylcitrat und Antipyrin permeieren bei *Pylaiella* augenscheinlich so schnell, dass mit ihnen kein plasmolytischer Effekt zu erzielen war.

Bei den Beobachtungen über den Plasmolysegrad wurden die kleinen Zellen in den feineren Verzweigungen der *Pylaiella*-Büschel nicht in Betracht gezogen. Die Berechnung der spezifischen Oberflächenentwicklung der untersuchten Zellen führte zu dem Ergebnis, dass einem Zellvolumen von 1 cm^3 etwa eine Oberfläche von 2200 cm^2 entsprechen würde. Die P-Werte der Tabelle 8 sind somit durch Division mit dieser Zahl aus den P'-Werten erhalten.

Beim Vergleich der spezifischen Permeabilitätsreihen von *Pylaiella* und *Chara* fällt die grosse Ähnlichkeit sofort in die Augen. Die Reihenfolge der Verbindungen ist ganz dieselbe; Unterschiede treten nur bei genauerer quantitativer Prüfung hervor. Der Harnstoff permeiert bei *Pylaiella* im Verhältnis zu Glycerin weniger schnell, kaum dreimal rascher als Glycerin, bei *Chara* dagegen 5—6 mal schneller als dieser Stoff.

Für Methylharnstoff liegt die Permeationskonstante bei *Pylaiella* relativ höher als bei *Chara*. Aber wie schon bemerkt, ist *Pylaiella* gerade gegen diesen Stoff sehr empfindlich, und es ist gar nicht ausgeschlossen, im Gegenteil vielleicht ziemlich wahrscheinlich, dass der hohe Wert der Permabilitätskonstante sich nicht auf die normale, sondern auf eine pathologisch gesteigerte Durchlässigkeit bezieht.

Tabelle 8.

Permeabilitätsreihe für *Pylaiella* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Pylaiella			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Pylaiella*	*Chara*
0,99	0,0004	0,002	Saccharose	0,002	$<0{,}04$
0,82	0,008	0,04	Erythrit	0,04	0,06
0,6	0,12	0,55	Malonamid	0,67	0,19
0.6	0,18	0,82	Glycerin	1	1
0,4	0,50	2,3	Harnstoff	2,8	5,4
0,4	2,5	11	Methylharnstoff	14	9,2
0,15	19	86	Glykol	106	58
—	22	100	Acetamid	117	71
—	103	470	Propionamid	572	175

Die Permeabilitätskonstante des Malonamids ist bei *Chara* nur etwa $^1/_5$, bei *Pylaiella* etwa $^2/_3$ des entsprechenden Wertes für Glycerin.

Glykol, Acetamid und Propionamid scheinen bei *Pylaiella* im Verhältnis zu Glycerin ungewöhnlich schnell zu permeieren.

7. Oedogonium sp.

Die Versuche mit dieser Chlorophycee wurden im Kirchspiel Snappertuna im westlichen Nyland ausgeführt. Das Versuchsmaterial stammte aus einem Bache, in dem das von mir untersuchte *Oedogonium* gemischt mit einer anderen Art derselben Gattung vorkam. Da diese bedeutend kleinere Zellen besass, bestand keine Gefahr der Verwechslung. Als Lösungsmittel bei den Versuchen wurde Quellwasser verwendet.

Die Alge zeigte sich als ein günstiges Objekt. Die Plasmolyse war leicht zu beobachten, und der osmotische Wert der Zellen schwankte nicht mehr, als dass mit einem Intervall von 0,01 Mol ohne Schwierigkeit gearbeitet werden konnte.

Nr. 326—328. 16. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,240 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,240	—	0,240	0,240	0,240	0,240	GM Saccharose
II C_1:	—	—	0,277	0,277	0,277	0,277	0,277	0,277	GM Erythrit
III C_1:	0,300	0,300	0,335	0,361	0,380	0,423	—	—	GM Malonamid

Nr. 322—323. 13. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,236 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,260	0,263	0,272	0,290	0,347	GM Urotropin
II C_1:	0,270	0,277	0,283	0,300	0,333	GM Glycerin

Nr. 346—348. 6. 8. 32. Temp. 20½° C. C = 0,255 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	—	0,255	—	0,255	GM Saccharose
II C_1:	0,295	0,305	0,320	0,355	0,389	0,450	—	GM Urotropin
III C_1:	0,302	0,310	0,328	0,343	0,361	0,420	—	GM Glycerin

Nr. 343—345. 4. 8. 32. Temp. 22° C. C = 0,250 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,280	0,300	0,323	0,370	GM Urotropin
II C_1:	0,280	0,303	0,317	0,345	GM Glycerin
III C_1:	0,190	0,200	0,220	0,250	GM KNO_3

Nr. 341—342. 31. 7. 32. Temp. 22° C. C = 0,243 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,260	0,260	0,277	0,313	0,343	GM Glycerin
II C_1:	0,164	0,165	0,167	0,185	0,223	GM KNO_3

Nr. 338—340. 29. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,247 GM.

Zeit:	5′	15′	1 St.	2 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	0,247	0,247	GM Saccharose
II C_1:	0,105	0,105	0,118	0,126	—	GM Sacch. + 0,15 GM Glycerin
III C_1:	0,120	0,127	0,160	0,176	—	GM Sacch. + 0,15 GM Malonamid

Nr. 310—311. 3. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,232 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	
I C_1:	0,280	0,290	0,310	0,323	0,344	0,386	0,437	GM Glycerin
II C_1:	0,287	0,332	0,370	0,420	—	—	—	GM Harnstoff

Nr. 349—351. 8. 8. 32. Temp. 22° C. C = 250 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	—	0,250	0,250	GM Saccharose
II C_1:	0,129	0,139	0,146	0,165	0,176	—	GM Sacch. + 0,15 GM Malonam.
III C_1:	0,129	0,148	0,165	0,200	0,221	—	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff

Nr. 312—314. 5. 7. 32. Temp. 24° C. C = 0,248 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	—	0,248	—	0,248	GM Saccharose
II C_1:	0,126	0,140	0,158	0,183	0,220	0,230	—	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
III C_1:	0,145	0,160	0,200	0,226	0,248	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnstoff

Nr. 331—332. 22. 7. 32. Temp. 22° C. C = 0,250 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	1 St	2 St	4 St	24 St.	
I C_1:	0,140	0,140	0,148	0,178	0,205	0,228	0,250	0,253	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnstoff
II C_1:	0,170	0,187	0,216	0,240	0,250	—	—	0,250	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol

Nr. 316—317. 7. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,252 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	15′	30′	15 St.	
I C_1:	0,183	0,212	0,230	0,240	0,252	0,253	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol
II C_1:	0,176	0,213	0,227	0,238	0,252	0,260	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid

Nr. 333—334. 25. 7. 32. Temp. 26½° C. C = 0,250 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,190	0,200	0,210	0,220	0,250	0,250	GM Sacch. + 0,15 Glykol
II C_1:	0,185	0,190	0,215	0,240	0,250	0,250	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid

Nr. 335—337. 26. 7. 32. Temp. 26½° C. C = 0,252 GM.

Zeit:	2′	5′	10′	15′	30′	1 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	—	—	—	0,252	0,252	GM Saccharose
II C_1:	0,190	0,212	0,228	0,236	0,250	0,250	0,250	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol
III C_1:	0,190	0,200	0,230	0,242	0,248	0,248	0,260	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid

Nr. 329—330. 18. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,250 GM.

Zeit:	1′	2′	5′	10′	15′	30′	2 St.	15 St.	
I C_1:	—	0,182	0,198	0,220	0,234	0,252	0,252	0,254	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid
II C_1:	0,220	—	0,235	0,250	0,250	0,250	0,250	0,255	GM Sacch. + 0,15 GM Propionamid

Nr. 318—319. 8. 7. 32. Temp. 23° C. C = 0,245 GM.

Zeit:	1′	2′	5′	10′	15′	30′	2 St.	
I C_1:	—	0,170	0,200	0,220	0,233	0,245	0,246	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid
II C_1:	0,213	—	0,238	0,245	0,245	0,245	0,247	GM Sacch. + 0,15 GM Propionamid

Nr. 320—321. 12. 7. 32. Temp. 25° C. C = 0,230 GM.

Zeit:	½′	2′	
I C_1:	0,227	0,230	GM Sacch. + 0,25 GM Methylcitrat
II C_1:	0,230	0,230	GM Sacch. + 0,25 GM Antipyrin

Zu den in Fig. 11 und 12 dargestellten Plasmolysekurven seien folgende Erläuterungen gegeben.

Die Glycerinkurve gründet sich auf Mittelwerte der Versuche 310, 323, 341, 344 und 348. Diese Kurve bot die Ausgangspunkte für die Reduktion dar, deren Gang in folgender Weise angedeutet werden kann: Glycerin—Urotropin (Vers. 322, 343 und 347). Glycerin—KNO_3 (Vers. 342 und 345). Glycerin—Malonamid (Vers. 340). Glycerin—Harnstoff (Vers. 311) und Malonamid—Harnstoff (Vers. 351). Harnstoff—Methylharnstoff (Vers. 314). Methylharnstoff—Glykol (Vers. 332). Glykol—Acetamid (Vers. 317, 334 und 337). Acetamid—Propionamid (Vers. 319 und 330).

In Saccharose und Erythrit konnte während 24 Stunden kein Rückgang der Plasmolyse nachgewiesen werden. Der Umstand, dass der osmotische Koeffizient für Erythrit niedriger als der des Rohrzuckers ist, deutet aber wohl doch darauf, dass das Permeiervermögen jener Verbindung, obgleich allzu klein, um im Versuch zum Vorschein zu kommen, doch erwartungsgemäss grösser als das der Saccharose ist. Die Lage der horizontal verlaufenden Erythritkurve in Fig. 11 entspricht direkt dem Versuch 327.

Antipyrin tritt offenbar so schnell in die *Oedogonium*-Zellen ein, dass mit ihm kein plasmolytischer Effekt zu erzielen war. Dagegen trat eine deutliche, obwohl sehr schwache Wirkung im Trimethylcitratversuch hervor, die aber nach zwei Minuten wieder völlig verschwunden war.

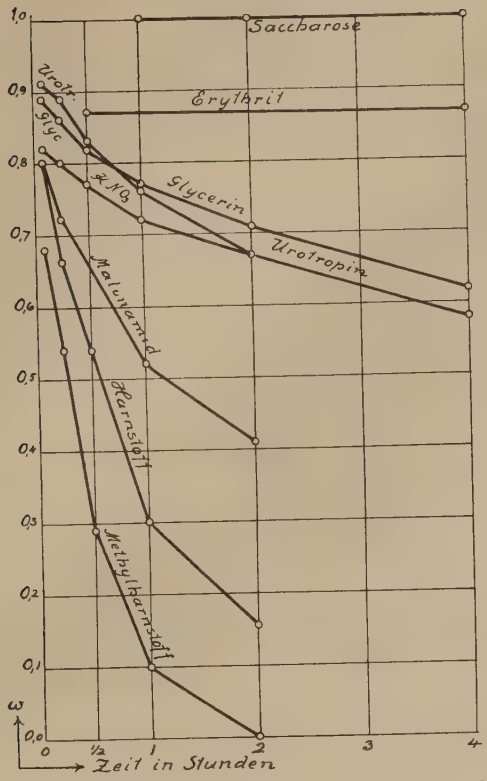


Fig. 11. Plasmolysekurven für *Oedogonium*, I.

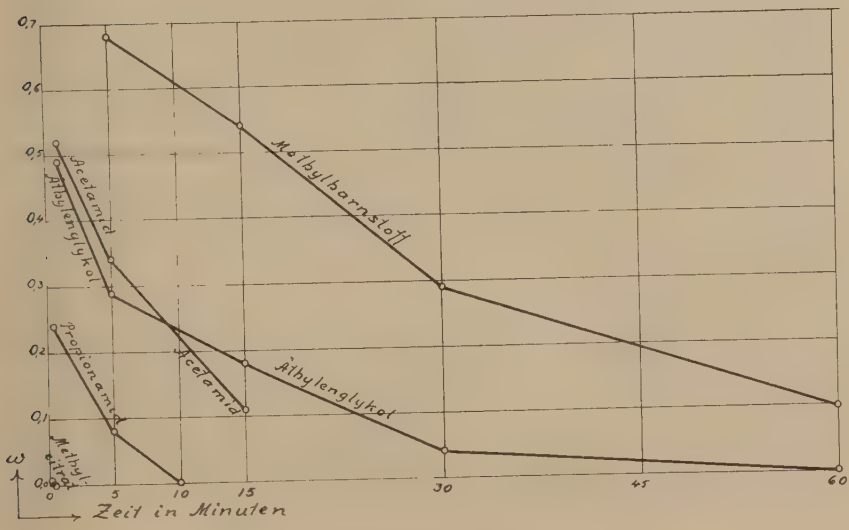


Fig. 12. Plasmolysekurven für *Oedogonium*, II.

Tabelle 9.

Permeabilitätsreihe für *Oedogonium* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Oedogonium			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Oedogonium*	*Chara*
0,67	0,14	0,61	Glycerin	1	1
0,67	0,20	0,87	Urotropin	1,4	3,5
0,67	0,20	0,87	KNO_3	1,4	—
0,45	0,49	2,1	Malonamid	3,5	0,19
0,45	1,2	5,2	Harnstoff	8,6	5,4
0,45	2,4	10,4	Methylharnstoff	17	9,2
0,25	9,2	40	Acetamid	66	71
0,25	9,8	43	Glykol	70	58
0,1	31	135	Propionamid	220	175
—	124	540	Trimethylcitrat	890	320

In der Tabelle 9 finden sich die berechneten Permeationskonstanten für *Oedogonium*. Gemäss dem Ergebnis, zu dem die Berechnung des Verhältnisses zwischen Volumen und Oberfläche der *Oedogonium*-Zellen führte, sind hier die P-Werte aus den P'-Werten durch die Gleichung $P = \frac{P'}{2300}$ gewonnen.

Die in die Tabelle aufgenommene Permeationskonstante für Trimethylcitrat, die wohl nur eine grössenordnungsgemässe Gültigkeit beanspruchen kann, ist durch Vergleich mit Propionamid gewonnen. Leider wurden jedoch diese Verbindungen nicht gleichzeitig geprüft; zu bedauern ist auch, dass in den Propionamidversuchen keine Ablesung zwischen 5 Min. und 10 Min. vorgenommen wurde. Die Richtung des Anfangsteils der Propionamidkurve lässt vermuten, dass die Gleichgewichtslage ungefähr binnen 8 Min. erreicht wurde. Da der vollständige Rückgang der von Trimethylcitrat hervorgerufenen Plasmolyse etwa 2 Min. nach dem Versuchsbeginn erfolgt war, ist als Permeationskonstante des Methylcitrats das Vierfache derjenigen des Propionamids eingetragen worden.

Der auffallendste Unterschied zwischen den Permeabilitätsreihen von *Chara* und *Oedogonium* bezieht sich auf Malonamid, das bei diesem Objekt schneller als Glycerin permeiert. Zwar mag es sein, dass die auf Glycerin = 1 bezogene Permeationskonstante des Malonamids, die 3,5 beträgt, etwas zu gross ausgefallen ist. Es ist nämlich zu beachten, dass die Permeiergeschwindigkeit des Glycerins im Versuch 339, wo es mit Malonamid verglichen wurde, niedriger als in den anderen Glycerinversuchen war, während Malonamid in dem paral-

lelen Versuch 340 eher rascher als sonst in die Zellen tritt. Durch die Anwendung des gewöhnlichen Reduktionsverfahrens dürfte die Malonamidkurve einen etwas zu niedrigen Verlauf bekommen.

Auch Harnstoff und Methylharnstoff permeieren im Verhältnis zu Glycerin bei *Oedogonium* schneller als bei *Chara*.

Während das raschere Eindringen des Acetamids im Verhältnis zu Glykol bei *Chara* über allen Zweifel erhoben ist, muss die Reihenfolge dieser zwei Verbindungen bei *Oedogonium* dahingestellt bleiben, da die erzielten Plasmolysekurven sich schneiden.

Die Urotropinkurve zeigt auch hier ihre gewöhnliche Anomalie, weshalb die Grösse der Permationskonstante ziemlich ungleich ausfällt, wenn Punkte aus verschiedenen Teilen der Kurve für deren Berechnung gewählt werden.

8. Zygnema cyanosporum.

Die Konjugaten sind unter meinen Versuchsobjekten durch *Zygnema cyanosporum* vertreten; die Art, von der ich reife Zygosporen gefunden habe, ist von Dozent Dr. C. Cedercreutz gütigst bestimmt worden. Das Material wurde aus einem Graben im Kirchspiel Snappertuna geholt: die Alge wuchs nahe der Mündung des Grabens, wo bei höherem Wasserstand Brackwasser, allerdings mit sehr schwachem Salzgehalt, eindringen konnte. Die im August datierten *Zygnema*-Versuche sind in Snappertuna gemacht; dabei diente Quellwasser als Lösungsmittel. Die späteren Experimente wurden in Helsingfors an mitgebrachtem Material unter Verwendung von Leitungswasser ausgeführt.

Zygnema cyanosporum erwies sich u. a. dadurch als ein günstiges Objekt, dass die Plasmolyse auch im Anfang sehr leicht zu sehen war und aussergewöhnlich schnell eintrat. Obwohl die durchschnittliche Permeabilität ziemlich hoch liegt, konnte deshalb auch mit so schnell permeierenden Stoffen wie Trimethylcitrat und Antipyrin ein deutlicher plasmolytischer Effekt erzielt werden.

Die Intervalle der abgestuften Lösungsreihe betrugen bei den *Zygnema*-Versuchen 0,010 oder 0,015 Mol.

Nr. 356—357. 12. 8. 32. Temp. 22° C. C = 0,260 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,260	0,260	0,260	0,270	0,282	0,315	GM Saccharose
II C_1:	0,282	0,282	0,283	0,290	0,315	0,357	GM Erythrit

Nr. 386—388. 10. 10. 32. Temp. 19 ½° C. C = 0,305 GM.

Zeit:	30′	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,305	0,305	0,306	0,310	0,321	GM Saccharose
II C_1:	0,327	0,328	0,338	0,352	0,399	GM Erythrit
III C_1:	0,347	0,365	0,387	—	—	GM Malonamid

Nr. 379—380. 10. 9. 32. Temp. 21° C. C = 0,238 GM.

Zeit:	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,238	—	—	—	—	0,253	GM Saccharose
II C_1:	0,268	0,274	0,281	0,304	0,328	—	GM Malonamid

Nr. 390—392. 13. 10. 32. Temp. 20° C. C = 0,303 GM.

Zeit:	30′	1 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	0,303	—	0,307	0,310	0,327	GM Saccharose
II C_1:	0,187	0,190	0,206	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Malonamid
III C_1:	0,175	0,178	0,206	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Urotropin

Nr. 381—383. 4. 10. 32. Temp. 18° C. C = 0,290 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,290	—	0,290	0,295	0,313	GM Saccharose
II C_1:	0,175	0,175	0,180	0,187	0,196	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Urotropin
III C_1:	0,178	0,178	0,185	0,193	0,195	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Glycerin

Nr. 375—376. 25. 8. 32. Temp. 18° C. C = 0,266 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,278	0,275	0,282	0,295	0,315	GM Urotropin.
II C_1:	0,309	0,315	0,330	0,380	0,458	GM Harnstoff

Nr. 354—355. 10. 8. 32. Temp. 22° C. C = 0,276 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,298	0,298	0,301	0,319	0,351	GM Glycerin
II C_1:	0,327	0,350	0,398	0,525	—	GM Harnstoff

Nr. 371—373. 23. 8. 32. Temp. 15°—17° C. C = 0,280 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,280	—	—	0,280	0,288	0,309	GM Saccharose
II C_1:	—	0,135	0,135	0,137	0,138	—	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
III C_1:	0,157	0,157	0,158	0,178	0,217	—	—	—	GM Sacch. + 0,15 Methylharnstoff

Nr. 393—394b. 21. 10. 32. Temp. 19° C. C = 0,327 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	24 St.	
I C_1:	—	—	0,327	—	—	0,328	0,335	0,358	GM Saccharose
II C_1:	0,220	0,220	0,221	0,228	0,235	—	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Harnstoff
III C_1:	0,233	0,245	0,255	0,280	0,299	—	—	—	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnst.

Nr. 368—370. 21. 8. 32. Temp. 17°—18° C. C = 0,255 GM.

Zeit:	½′	1′	2′	5′	9′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	8 St.	20 St.	
I C_1:	—	—	—	—	—	—	0,255	—	—	0,257	0,261	0,285	GM Saccharose
II C_1:	—	0,144	—	0,157	—	0,172	0,186	0,204	0,242	0,255	0,262	0,285	GM Sacch. + 0,15 GM Methylharnstoff
III C_1:	0,165	—	0,201	0,225	0,255	—	—	—	—	—	0,261	0,282	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol

Nr. 358—360. 15. 8. 32. Temp. 24° C. C = 0,255 GM.

Zeit:	1′	2′	5′	9′	10′	15′	30′	20 St.	
I C_1:	—	—	—	—	—	—	0,255	0,326	GM Saccharose
II C_1:	0,180	0,195	0,240	0,255	—	0,255	—	0,326	GM Sacch. + 0,15 GM Glykol
III C_1:	0,187	0,232	0,259	—	0,259	—	—	0,326	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid

Nr. 365—367. 20. 8. 32. Temp. 19 ½° C. C = 0,255 GM.

Zeit:	½′	2′	3′	4′	5′	10′	30′	20 St.	
I C_1:	—	—	—	—	—	—	0,255	0,285	GM Saccharose
II C_1:	0,165	0,210	0,225	0,240	0,252	0,252	—	0,290	GM Sacch. + 0,15 GM Acetamid
III C_1:	0,180	0,236	0,250	—	—	0,250	—	0,288	GM Sacch. + 0,15 GM Propionamid

Nr. 362—364. 18. 8. 32. Temp. 22° C. C = 0,255 GM.

Zeit:	¼′	½′	¾′	1 ¾′	3′	
I C_1:	—	0,175	—	—	0,255	GM Sacch. + 0,2 GM Propionamid
II C_1:	—	0,237	—	0,255	—	GM Sacch. + 0,2 GM Methylcitrat
III C_1:	0,249	—	0,255	—	—	GM Sacch. + 0,2 GM Antipyrin

Als Basis bei der Reduktion der in Fig. 13 u. 14 dargestellten Plasmolysekurven diente die aus den Versuchen 356, 371, 381, 386 und 393 berechnete Saccharosekurve. Der Gang der Reduktion ist der folgende gewesen: Saccharose—Erythrit (Vers. 357 und 387). Erythrit—Malonamid (Vers. 388). Malonamid-Urotropin (Vers. 392). Urotropin—Glycerin (Vers. 383). Urotropin—Harnstoff (Vers. 376) und Glycerin—Harnstoff (Vers. 355). Harnstoff—Methylharnstoff (Vers. 373 und 394 b). Methylharnstoff—Glykol (Vers. 370). Glykol—Acetamid (Vers. 360). Acetamid—Propionamid (Vers. 367). Propionamid—Trimethylcitrat und Antipyrin (Vers. 363 und 364).

Bezüglich *Elodea* wurde oben (S. 30) eine eigentümliche, die Durchlässigkeit pathologisch erhöhende Wirkung des Urotropins erwähnt, die sich einige Zeit nach dem Versuchsbeginn geltend macht. Ganz dieselbe Erscheinung habe ich auch an *Zygnema* beobachtet; und hier wird sie nicht nur von Urotropin, sondern auch von Glycerin hervorgerufen. Während noch die 2 Stunden nach dem Versuchsbeginn stattgefundene Beobachtung bei den Vers. 354 und 375 eine langsame Permeation der beiden genannten Verbindungen anzeigte, trat bald darauf die anomale, schnelle Deplasmolyse ein: bei der Beobachtung 4 St. nach dem Anfang des Experimentes war von Plasmolyse keine Spur zu sehen. Bei einigen hier nicht mitgeteilten Versuchen konnte ich den schnellen Rückgang der Plasmolyse, der oft zuerst in den Lösungen stärkerer Konzentration einsetzte, unter dem Mikroskop mit den Augen direkt verfolgen. Die späteren Versuche mit diesen Verbindungen sind unter Anwendung der Partialdrucksmethode vorgenommen, wodurch die Konzentration der betreffenden Verbindungen niedrig gewählt werden konnte.

Bezüglich der Methylharnstoffkurve ist ein Umstand besonders zu erwähnen: sie basiert auf Mittelwerten zweier Versuche, die sich hinsichtlich

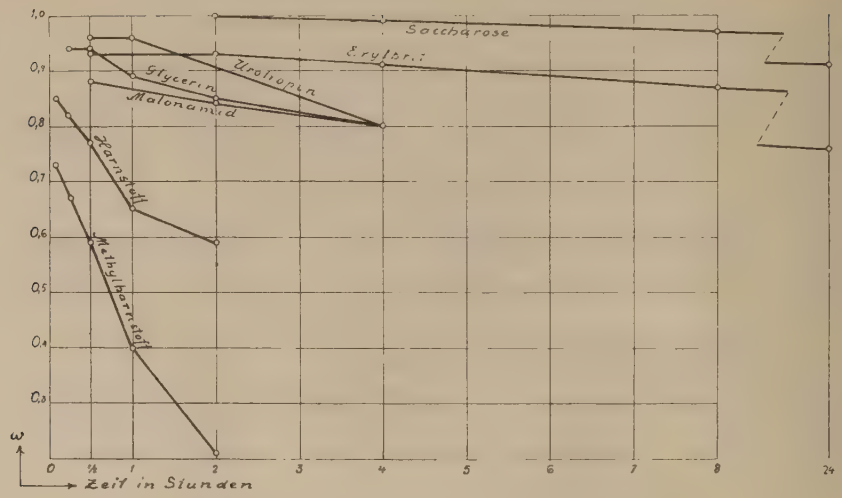


Fig. 13. Plasmolysekurven für *Zygnema*, I.

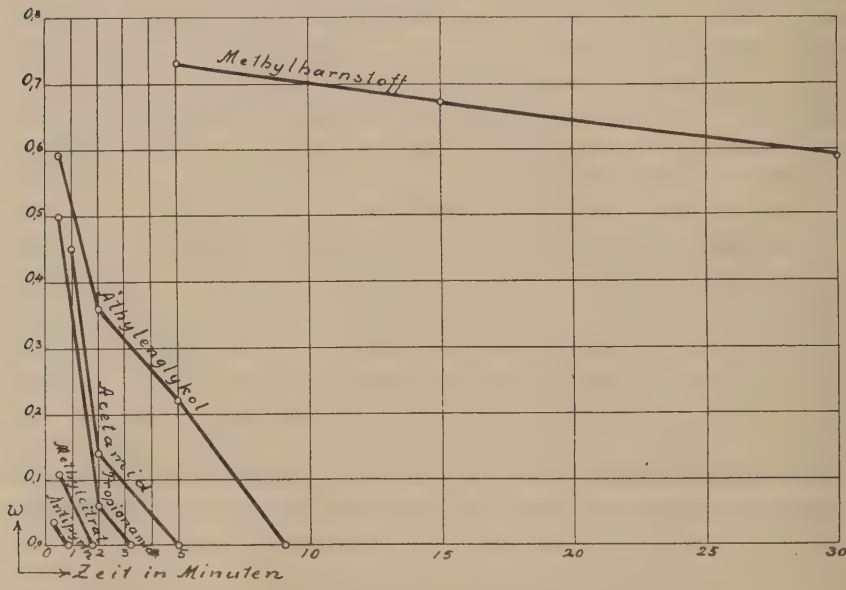


Fig. 14. Plasmolysekurven für *Zygnema*, II.

der Permeiergeschwindigkeit der betreffenden Verbindung sehr stark voneinander unterscheiden. Das Versuchspaar 372—373 bot in der Tat eine grosse Überraschung dar. Sowohl Harnstoff als Methylharnstoff permeierten hier sehr viel langsamer als in den kurz vorher mit ihnen angestellten Versuchen.

Tabelle 10.

Permeabilitätsreihe für *Zygnema* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Zygnema			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Zygnema*	*Chara*
0,91	0,004	0,019	Saccharose	0,071	$<0{,}04$
0,8	0,012	0,06	Erythrit	0,21	0,06
0,8	0,056	0,27	Urotropin	1	3,5
0,8	0,056	0,27	Glycerin	1	1
0,8	0,056	0,27	Malonamid	1	0,19
0,6	0,35	1,7	Harnstoff	6,3	5,4
0,6	1,1	5,2	Methylharnstoff	20	9,2
0,1	19	90	Glykol	340	58
0,1	48	230	Acetamid	860	71
0,1	79	380	Propionamid	1410	175
0,025	160	760	Methylcitrat	2860	320
0,025	440	2100	Antipyrin	7860	300

Zur Erklärung dieser unerwarteten Erscheinung kann zunächst auf die Temperaturverhältnisse hingewiesen werden. Kurz vorher war die Temperatur stark gesunken; noch am Morgen, als mit den Versuchen angefangen wurde, zeigte das Thermometer im Versuchszimmer nur 15°, und in der vorhergehenden Nacht war die Temperatur zweifellos noch niedriger. Der Temperaturfall scheint mir jedoch gar nicht zureichend als Erklärung eines so grossen Unterschieds den früheren Versuchsergebnissen gegenüber. Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, dass hierbei auch innere Faktoren im Spiel sind, dass also auch bei *Zygnema* Permeabilitätsveränderungen derselben Art, wie wir sie schon bei *Elodea* und *Taraxacum* kennen gelernt haben, vorkommen. Es lässt sich ja z. B. denken, dass beginnende Disposition zum Konjugieren mit Permeabilitätsveränderung verknüpft ist. Die Feststellung, wie es sich damit verhalten mag, muss künftigen Untersuchungen überlassen werden.

Die berechneten Permeationskonstanten für *Zygnema* findet man in Tabelle 10. Die einem Volumen von 1 cm^3 entsprechende Oberfläche wurde bezüglich der *Zygnema*-Zellen zu etwa 2100 cm^2 berechnet; hier gilt somit die Gleichung $P = \frac{P'}{2100}$.

Wie aus Fig. 13 ersichtlich ist, schneiden sich die Plasmolysekurven für Urotropin, Glycerin und Malonamid, und zwar in demselben Punkt. Gerade

dieser Punkt ist der Berechnung der Permeabilitätskonstanten für diese Stoffe zugrunde gelegt worden. Die wirkliche Reihenfolge dieser Verbindungen bleibt daher etwas fraglich. Die Neigung der Kurven lässt aber wohl vermuten, dass von ihnen wie bei *Chara* Malonamid am langsamsten, Urotropin am schnellsten permeiert. Bezüglich des Urotropins tritt wieder die uns schon von den früheren Objekten wohlbekannte Anomalie hervor.

Ist die soeben geäusserte Vermutung über die relative Durchtrittsgeschwindigkeit der drei erwähnten Verbindungen richtig, so kann man feststellen, dass die Reihenfolge der untersuchten Stoffe bei *Zygnema cyanosporum* fast dieselbe wie bei *Chara* ist. Nur Trimethylcitrat und Antipyrin haben ihre Stelle vertauscht.

Übrigens ist die vor dem Eintreten der pathologischen Beschleunigung langsame Permeation von Glycerin augenfällig: wenn wir das sich anomal verhaltende Urotropin ausser Rechnung lassen, sind sämtliche auf Glycerin = 1 bezogenen Konstanten bei *Zygnema* grösser als bei *Chara*.

9. Melosira sp.

Während der Arbeiten mit *Pylaiella* sah ich oft einzelne Zellfäden einer *Melosira*-Art den Büscheln der Braunalge anhaften. Die Zellen der Diatomacee wurden sehr schön plasmolysiert und erregten den Wunsch, auch diese Art der Reihe meiner Versuchsobjekte einzuverleiben. Gelegentlich machte ich eine Beobachtung, die diesen Wunsch im höchsten Grade steigerte. Einige *Melosira*-Fäden wurden in der Saccharoselösung, worin sie sich befanden, stark plasmolysiert; nach einer ziemlich kleinen Weile war aber zu meiner Überraschung vollständige Deplasmolyse eingetreten. Es handelte sich offenbar um eine Zuckerpermeabilität ganz anderer Grössenordnung als die bei meinen übrigen Versuchspflanzen beobachtete.

Mit den vereinzelten *Melosira*-Fäden war aber nicht viel anzufangen, jedenfalls nicht bei Anwendung der grenzplasmolytischen Methode, an die ich mich gewöhnt hatte. Ein Zufall kam mir aber zu Hilfe. Ein Gefäss mit *Pylaiella* war über den Winter stehengeblieben. Als ich dessen Inhalt im Frühjahr untersuchte, war von *Pylaiella* kaum etwas zu sehen; die Braunalge war gestorben und durch Verwesung zerstört. Die Hauptmasse des lebenden Inhalts bestand aber aus *Melosira*, die sich also sehr lebhaft vermehrt hatte. Dass *Melosira* bei allen im Gefässe geschehenen Verwesungsprozessen so vortrefflich gediehen war, beruht augenscheinlich auf einer Eigenschaft, die bei den Plasmolyseversuchen von hohem Werte ist: auf der weitgehenden Unempfindlichkeit auch gegen solche organische Verbindungen, die für die meisten Pflanzenzellen schädlich sind. Stoffe wie Methylharnstoff und Urotropin, die bei manchen

Objekten mehr oder weniger schädigend wirken, wurden von *Melosira* sehr gut, ja sogar in hohen Konzentrationen vertragen.

Nr. 436—437 20. 2. 33. Temp. 19° C. C = 0,270 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	45′	60′	75′	
I C_1:	0,270	0,280	0,330	0,380	—	0,470	0,525	GM Saccharose.
II C_1:	0,306	0,345	0,388	0,463	0,585	—	—	GM Erythrit

Nr. 440. 28. 2. 33. Temp. 20° C. C = 0,285 GM.

Zeit:	2′	15′	30′	60′	75′	
C_1:	0,285	0,375	0,462	0,546	0,581	GM Saccharose

Nr. 441. 16. 3. 33. Temp. 19½° C. C = 0,345 GM.

Zeit:	2′	15′	30′	45′	
C_1:	0,345	0,420	0,528	0,600	GM Saccharose

Nr. 438—439. 23. 2. 33. Temp. 16½° C. C = 0,275 GM.

Zeit:	2′	15′	30′	45′	
I C_1:	0,330	0,360	0,420	0,505	GM Erythrit
II C_1:	0,366	0,420	0,505	—	GM Malonamid

Nr. 446—447. 9. 4. 33. Temp. 19° C. C = 0,335 GM.

Zeit:	2′	15′	30′	
I C_1:	0,390	0,530	0,690	GM Malonamid
II C_1:	0,405	0,630	—	GM Urotropin

Nr. 442—443. 27. 3. 33. Temp. 19½° C. C = 0,345 GM.

Zeit:	2′	15′	30′	
I C_1:	0,396	0,510	0,690	GM Urotropin
II C_1:	0,438	0,540	0,738	GM Glycerin

Nr. 434—435. 17. 2. 33. Temp. 17° C. C = 0,230 GM.

Zeit:	2′	5′	15′	30′	
I C_1:	0,272	0,285	—	0,460	GM Glycerin
II C_1:	0,289	0,293	0,380	0,500	GM Harnstoff

Nr. 444—445. 2. 4. 33. Temp. 18½° C. C = 0,350 GM.

Zeit:	2′	5′	7′	15′	30′	
I C_1:	0,430	—	—	0,545	0,675	GM Harnstoff
II C_1:	0,470	0,800	1,0	—	—	GM Methylharnstoff

Nr. 448. 20. 4. 33. Temp. 19° C. C = 0,320 GM.

Zeit:	1′	5′	8′	
C_1:	0,432	0,775	1,0	GM Methylharnstoff

Nr. 451—452. 26. 4. 33. Temp. 20° C. C = 0,320 GM.

Zeit:	½′	¾′	3′	5′	7′	
I C_1:	—	0,438	—	0,780	1,0	GM Methylharnstoff
II C_1:	0,600	—	2,0	—	—	GM Glykol

Nr. 449—450. 22. 4. 33. Temp. 19½° C. C = 0,320 GM.

Zeit:	½′	2½′	3′	
I C_1:	0,600	—	2,0	GM Glykol
II C_1:	0,640	2,0	—	GM Acetamid

Nr. 453—454. 28. 4. 33. Temp. 20½° C. C = 0,320 GM.

Zeit:	10 Sek.	15 Sek.	25 Sek.	110 Sek.	
I C_1:	—	0,760	—	2,0	GM Acetamid
II C_1:	2,0	—	3,0	—	GM Propionamid

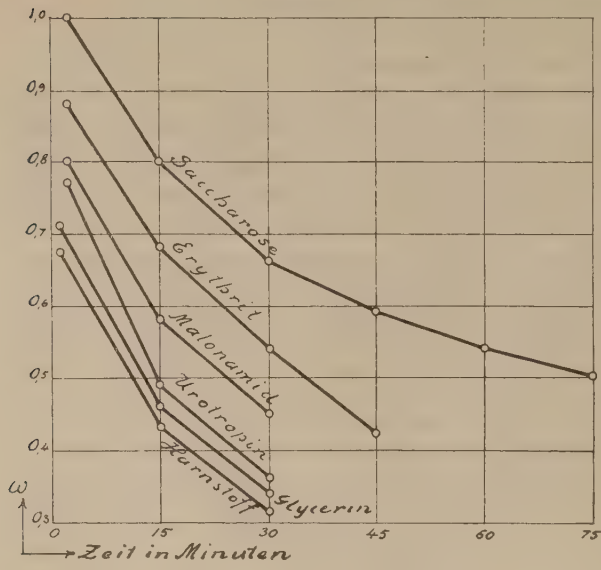


Fig. 15. Plasmolysekurven für *Melosira*, I.

Die Plasmolysekurven für *Melosira* finden sich in Fig. 15 und 16.

Die Saccharosekurve gründet sich auf die drei Versuche 436, 440 und 441. Der Gang der Reduktion kann kurz folgendermassen angedeutet werden: Saccharose —Erythrit—Malonamid —Urotropin—Glycerin—Harnstoff—Methylharnstoff—Glykol—Acetamid —Propionamid.

Die *P*-Werte der Tabelle 11 sind aus den *P'*-Werten durch Teilung mit 2600 erhalten, indem die einem Zellvolumen von 1 cm³ entsprechende Oberfläche zu etwa 2600 cm² berechnet wurde.

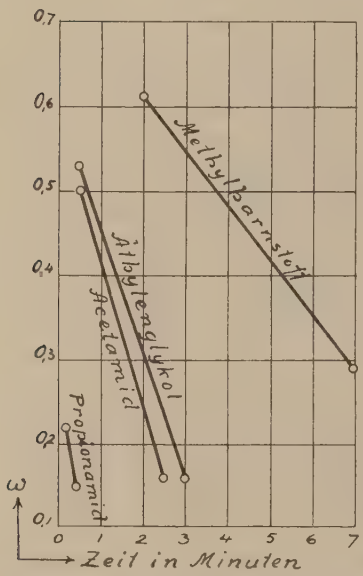


Fig. 16. Plasmolysekurven für *Melosira*, II.

Ein Blick auf die Kurven oder die Tabelle 11 genügt, um zu zeigen, dass die Permeabilitätsverhältnisse bei *Melosira* ziemlich stark von dem gewöhnlichen Typus abweichen. Und zwar ist der auffallendste Zug die einleitungsweise schon genannte hohe Zuckerdurchlässigkeit. In dieser Hinsicht kann keines von meinen übrigen Objekten entfernt mit *Melosira* wetteifern. Auch für andere Verbindungen ist die Permeabilität absolut genommen gross, doch mit der Durchlässigkeit für Saccharose verglichen kleiner, als man erwarten möchte. Wenn man etwa die Spalte mit den auf Glycerin = 1 bezogenen Konstanten in der Tabelle 11 studiert, fällt es in die Augen, dass der Unterschied zwischen schnell und langsam eindringenden Verbindungen bei *Melosira* beträchtlich geringer als bei meinen übrigen Objekten ist.

Tabelle 11.

Permeabilitätsreihe für *Melosira* mit derjenigen für *Chara* (nach COLLANDER und BÄRLUND) verglichen.

Melosira			Substanz	Für Glycerin = 1	
ω	P'	$P \cdot 10^4$		*Melosira*	*Chara*
0,5	0,55	2,1	Saccharose	0,17	$<0,04$
0,5	1,2	4,6	Erythrit	0,38	0,06
0,5	1,7	6,5	Malonamid	0,53	0,19
0,5	2,8	11	Urotropin	0,88	3,5
0,5	3,2	12	Glycerin	1	1
0,5	3,8	15	Harnstoff	1,2	5,4
0,5	11	42	Methylharnstoff	3,4	9,2
0,25	35	135	Glykol	11	58
0,25	44	170	Acetamid	14	71
0,15	270	1040	Propionamid	84	175

Evident tritt diese Erscheinung auch zutage, wenn man die P-Werte für *Melosira* mit den entsprechenden Zahlen für *Chara* (Tabelle 13) vergleicht. Dabei muss man sich erinnern, dass die letztgenannten Werte durchschnittlich sehr hoch liegen. Für Saccharose und Erythrit sind indessen die Konstanten des *Melosira*-Plasmas sehr bedeutend grösser, noch bezüglich des Malonamids ist die Überlegenheit der *Melosira* auffallend, betreffs des Glycerins aber schon weniger hervortretend. Die auf die Oberflächeneinheit bezogenen Permeationskonstanten aller übrigen in Frage stehenden Verbindungen sind bei *Melosira* kleiner als bei *Chara*.

In der Tat dürfte der Unterschied hinsichtlich der Permeiergeschwindigkeit zwischen Saccharose und den übrigen Verbindungen bei *Melosira* sogar noch kleiner sein, als die mitgeteilten Konstanten anzeigen. In einem verhältnismässig kleinen Versuchsmaterial haben ja reine Zufälligkeiten einen weiten Spielraum: die durch das gewöhnliche Reduktionsverfahren erhaltenen Plasmolysekurven der meisten untersuchten Verbindungen haben hier durch solche zufällige Umstände aller Wahrscheinlichkeit nach einen zu niedrigen Verlauf bekommen, sind also zu weit von der Saccharosekurve abgerückt; dafür spricht der Vergleich mit den unreduzierten Mittelwerten der bei den Versuchen erzielten ω-Werte.

10. Versuche mit einigen anderen Zellarten.

Bezüglich einiger Objekte verfüge ich nicht über ein umfassenderes Versuchsmaterial; nur das Permeiervermögen ganz weniger Verbindungen ist an

ihnen studiert worden. Da ein Teil von diesem Material in manchen Hinsichten nicht ganz ohne Belang sein dürfte, ist es vielleicht nicht unangebracht, auch über einige solche überaus fragmentarische Permeabilitätsreihen kurz Bericht zu erstatten.

Mein allererstes Objekt war ein *Oedogonium*, eine andere Art als die im vorhergehenden behandelte. Die Versuche sind an der zoologischen Station Tvärminne ausgeführt; das Versuchsmaterial wurde einer in die Erde eingegrabenen Wassertonne entnommen. Die Konzentrationsdifferenz zwischen den benachbarten Lösungen der Reihe betrug 0,02 Mol.

Nr. 21—22. 27. 7. 25. Temp. 21½° C. C = 0,330 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,080	—	0,140	0,180	0,250	GM Sacch. + 0,4 GM Glycerin
II C_1:	0,140	0,230	—	—	—	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff

Nr. 23—24. 29. 7. 25. Temp. 21½° C. C = 0,330 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,160	0,210	0,260	—	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff
II C_1:	0,100	—	0,180	0,210	GM Sacch. + 0,4 GM Glycerin

Nr. 3—4. 6. 7. 25. Temp. 21° C. C = 0,320 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,140	0,190	0,270	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff
II C_1:	0,180	0,240	—	GM Sacch. + 0,4 GM Thioharnstoff

Nr. 11—12. 8. 7. 25. Temp. 21° C. C = 0,325 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,100	0,120	0,155	0,215	GM Sacch. + 0,4 GM Harnstoff
II C_1:	0,140	0,160	0,205	—	GM Sacch. + 0,4 GM Thioharnst.

Nr. 25—26. 30. 7. 25. Temp. 22° C. C = 0,325 GM.

Zeit:	5′	12′	15′	25′	
I C_1:	0,100	—	0,180	0,249	GM Sacch. + 0,5 GM Harnstoff
II C_1:	0,160	0,240	—	—	GM Sacch. + 0,5 GM Thioharnstoff

Nr. 29—30. 1. 8. 25. Temp. 21½° C. C = 0,325 GM.

Zeit:	2′	10′	25′	
I C_1:	0,060	0,120	0,177	GM Sacch. + 0,6 GM Thioharnstoff
II C_1:	0,160	0,167	0,230	GM Sacch. + 0,6 GM Monacetin

Die auf Grund der mitgeteilten Versuche gezeichneten Plasmolysekurven werden hier nicht wiedergegeben. Ich beschränke mich auf die Mitteilung der erzielten P'-Werte; der Berechnung dieser Konstanten wurde der ω-Wert 0,3 zugrundegelegt. In der rechten Spalte sind die Werte auf Glycerin = 1 bezogen.

Glycerin	0,77	1
Harnstoff	2,9	3,8
Thioharnstoff	4,3	6,9
Monacetin	10	13

Zwei von diesen Stoffen, Thioharnstoff und Monacetin, finden sich nicht in der Permeabilitätsreihe der vorher besprochenen *Oedogonium*-Art — wir wollen diese als *Oedogonium* sp. II bezeichnen. Glycerin und Harnstoff haben sich bei den zwei Arten etwas unterschiedlich verhalten. Beide Verbindungen permeieren hier bei *Oedogonium* sp. I beträchtlich schneller als bei jener Art, und dies gilt im besonderen Grade für das Glycerin. Der raschere Durchtritt des Harnstoffs im Vergleich mit dem des Glycerins ist zwar auch hier sehr augenfällig, der Unterschied ist aber lange nicht so gross, wie er bei *Oedogonium* II gefunden wurde.

Dass Harnstoff in die von mir als erstes Versuchsobjekt geprüften Zellen wesentlich rascher als Glycerin permeierte, weckte mein Interesse, weil dieses Verhalten eine beträchtliche Abweichung von den an *Rhoeo discolor* gemachten Erfahrungen bedeutete.

Kurz nachher stellte ich dieselbe Reihenfolge der genannten Verbindungen bei einer *Spirogyra*-Art fest, die aus einem Tümpel auf der Insel Långskär bei Tvärminne geholt wurde und zu dem Typus mit nur einem Chlorophyllband in den Zellen gehörte. Durch vier Versuchspaare wurde das Verhältnis zwischen Glycerinpermeabilität und Harnstoffpermeabilität ermittelt.

Nr. 33—34. 12. 8. 25. Temp. 20° C. C = 0,420 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	—	0,090	0,120	0,150	0,173	GM Sacch. + 0,45 GM Glycerin
II C_1:	0,100	0,150	0,210	0,250	—	GM Sacch. + 0,45 GM Harnstoff

Nr. 35—36. 13. 8. 25. Temp. 20° C. C = 0,420 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,080	0,095	0,128	0,185	0,270	GM Sacch. + 0,45 GM Glycerin
II C_1:	0,108	0,140	0,183	0,240	—	—	GM Sacch. + 0,45 GM Harnstoff

Nr. 37—38. 17. 8. 25. Temp. 17° C. C = 0,420 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,065	0,075	0,100	0,160	0,213	GM Sacch. + 0,45 GM Glycerin
II C_1:	0,100	0,125	0,153	0,207	—	—	GM Sacch. + 0,45 GM Harnstoff

Nr. 39—40. 20. 8. 25. Temp. 18° C. C = 0,420 GM.

Zeit:	10′	15′	30′	1 St.	2 St.	4 St.	
I C_1:	—	0,177	0,182	0,226	0,255	0,296	GM Sacch. + 0,30 Glycerin
II C_1:	0,215	0,237	0,275	0,325	—	—	GM Sacch. + 0,30 Harnstoff

Ich verzichte auch in diesem Fall auf die Wiedergabe der gezeichneten Plasmolysekurven. Auf Grund des ω-Werts 0,5 wurden folgende P'-Werte berechnet:

Glycerin	0,26
Harnstoff	1,3

Harnstoff ist also in diese *Spirogyra*-Zellen 5 mal rascher als Glycerin eingetreten.

An stark anthozyangefärbten Epidermiszellen der Zwiebelschalen von *Allium cepa* wurde die Durchlässigkeit für Formamid, Acetamid und Propionamid in einigen Versuchen geprüft. Mein ursprünglicher Plan, auch mit diesem Objekt eine vollständige Versuchsreihe durchzuführen, wurde fallengelassen, da ich auf andere Zellarten stiess, welche interessantere Ergebnisse zu versprechen schienen. Weil indessen die relative Permeiergeschwindigkeit der genannten drei Amide ihr besonderes theoretisches Interesse hat, teile ich auch diese Versuche mit.

Nr. 279—280. 17. 11. 31. Temp. 18½° C. C = 0,480 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	2 St.	
I C_1:	0,350	0,350	0,370	0,410	0,480	GM Sacch. + 0,2 GM Acetamid
II C_1:	0,380	0,380	0,455	0,480	—	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid

Nr. 275—276. 11. 9. 31. Temp. 18½° C. C = 0,427 GM.

Zeit:	5′	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,367	0,367	0,406	0,427	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid
II C_1:	0,394	0,394	0,411	0,427	GM Sacch. + 0,2 GM Propionamid

Nr. 277—278. 12. 9. 31. Temp. 18½° C. C = 0,468 GM.

Zeit:	15′	30′	1 St.	
I C_1:	0,410	0,430	0,468	GM Sacch. + 0,2 GM Formamid
II C_1:	0,420	0,450	0,468	GM Sacch. + 0,2 GM Propionamid

Beim Zeichnen der Plasmolysekurven wurde diejenige des Formamids als Basis genommen; im Verhältnis zu dieser wurden die Kurven der zwei anderen Amide reduziert. Die Berechnung der P'-Werte gründet sich auf den ω-Wert 0,2 und führte zu folgendem Ergebnis:

Acetamid	1,3
Formamid	3,7
Propionamid	5,1

IV. Vergleichende Besprechung der erzielten Permeabilitätsreihen.

Eine vergleichende Übersicht über die Durchlässigkeitsverhältnisse der studierten Objekte könnte ja mit Hilfe der schon in den Tabellen enthaltenen Reihen von Permeabilitätskonstanten erhalten werden. Doch ist eine graphische Darstellung der Ergebnisse viel anschaulicher und ermöglicht eine raschere Orientierung.

Vorzüglich zu diesem Zweck geeignet finde ich die graphische Methode, die neuerdings von Hofmeister (1935) angewendet worden ist.

Eine Permeabilitätsreihe kann natürlich einfach in der Weise dargestellt werden, dass man die Werte auf einer geraden Linie absetzt. Da die Permeiergeschwindigkeiten sich ja über mehrere Grössenordnungen erstrecken, kann

eine arithmetische Teilung der Skala nicht gebraucht werden; logarithmische Teilung ist hier die einzig mögliche. Beim Vergleich verschiedener Reihen werden die Senkrechten nebeneinander geordnet und die Werte einer und derselben permeierenden Verbindung durch Linien verbunden. In den Diagrammen HOFMEISTERS sind die horizontalen Abstände der Senkrechten so gewählt, dass die Werte einer bestimmten Verbindung sich in einer geraden Linie befinden, die gleichsam die Achse des ganzen Diagrammes bildet.

In den früher wiedergegebenen Tabellen sind relative Permeationskonstanten mitgeteilt worden, die auf den Glycerinwert = 1 bezogen sind. Es ist deshalb natürlich, dass die Reihen nach steigenden Glycerinwerten angeordnet werden. Ein solches Diagramm findet man in Fig. 17. Gewisse interessante Züge der Permeabilitätsverhältnisse treten jedoch besser hervor in einem Diagramm, wo die Harnstoffwerte die Achse darstellen, was in Fig. 18 der Fall ist. Sowohl Glycerin als Harnstoff haben bekanntlich eine mittlere Durchtrittsgeschwindigkeit und gehören deshalb zu den Stoffen, deren Permeieren auch mit plasmolytischen Methoden verhältnismässig exakt bestimmt werden kann. Gerade nach steigenden Werten dieser zwei Verbindungen sind auch die Reihen in der Arbeit HOFMEISTERS angeordnet, weshalb ein leichter Vergleich zwischen seinen eine bedeutende Anzahl von Objekten betreffenden Ergebnissen und den meinigen möglich wird. Dabei muss man indessen beachten, dass dort die P'-Werte eingetragen sind, während ich die P-Werte, also die auf die Oberflächeneinheit des Protoplasten reduzierten Konstanten, benutzt habe.

Die Achsen der Diagramme in Fig. 17 und 18, also die Glycerin- bzw. Harnstofflinie, können nicht ganz gerade gezeichnet werden, sondern sind beide an einer Stelle leicht geknickt, weil sonst die Deutlichkeit der Figur wegen des allzu kleinen Abstands zwischen zwei Senkrechten beeinträchtigt würde.

Bezüglich *Elodea* und *Taraxacum* ist zu erwähnen, dass als Werte für Malonamid, Glycerin, Harnstoff und Methylharnstoff willkürlich diejenigen der »Hauptreihen» eingeführt sind. Die nachgewiesenen grossen Variationen in der Permeiergeschwindigkeit dieser Verbindungen fordern ihre eigene graphische Darstellung, die in Fig. 19 und 20 gegeben ist.

Richten wir unser Augenmerk zuerst auf die gemeinsamen Züge der Durchlässigkeitsverhältnisse der verschiedenen Objekte. Wird die OVERTONsche Angabe über die weitgehende Ähnlichkeit verschiedener Protoplasten in dieser Hinsicht durch mein Versuchsmaterial bestätigt? Nur ein Blick auf Fig. 17 und 18 oder die Tabellen genügt, um zu zeigen, dass gemeinsame Züge in Hülle und Fülle zu finden sind. Wir machen eine Musterung nach den von OVERTON aufgestellten empirischen Regeln.

Nach diesen haben bekanntlich alkoholische Hydroxylgruppen eine ver-

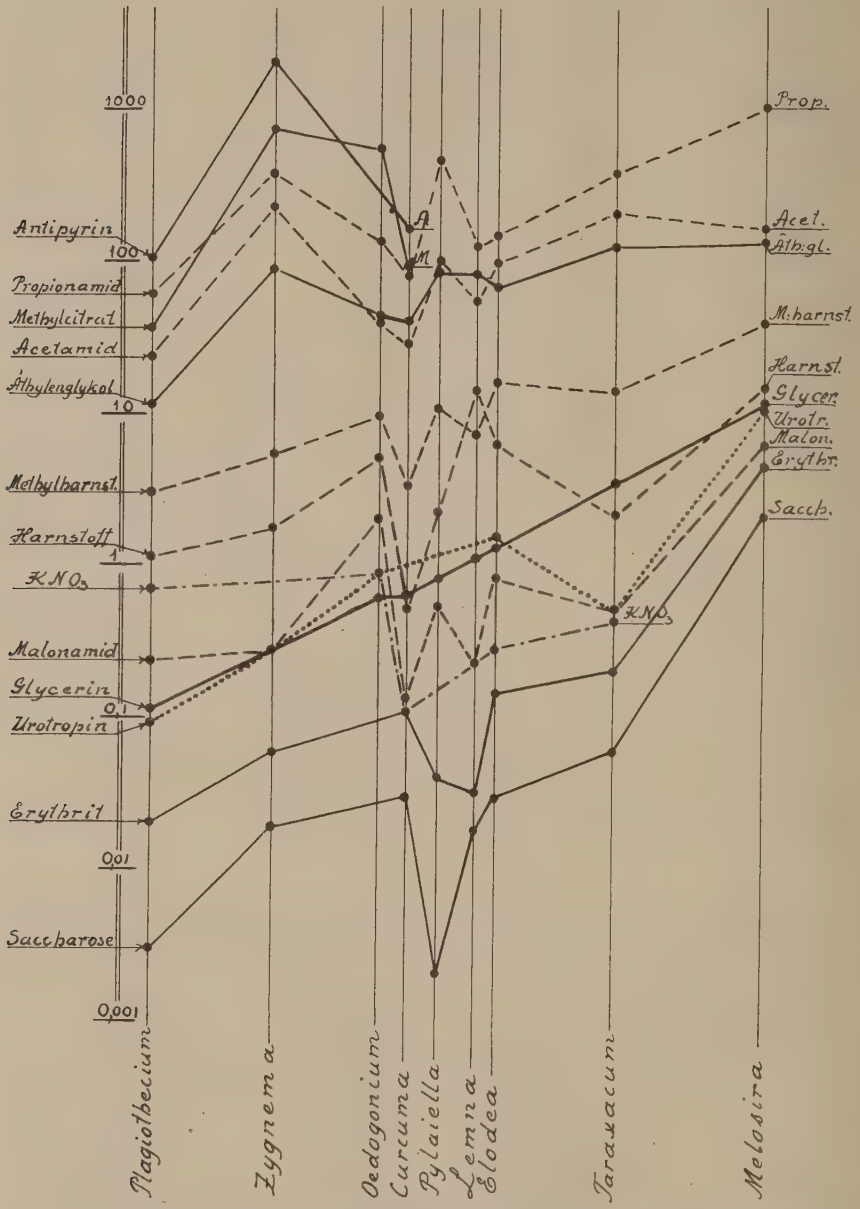


Fig. 17. Vergleichende Darstellung der Permeabilitätsreihen ($P \cdot 10^4$-Werte) der untersuchten Objekte, geordnet nach steigenden Glycerinwerten.

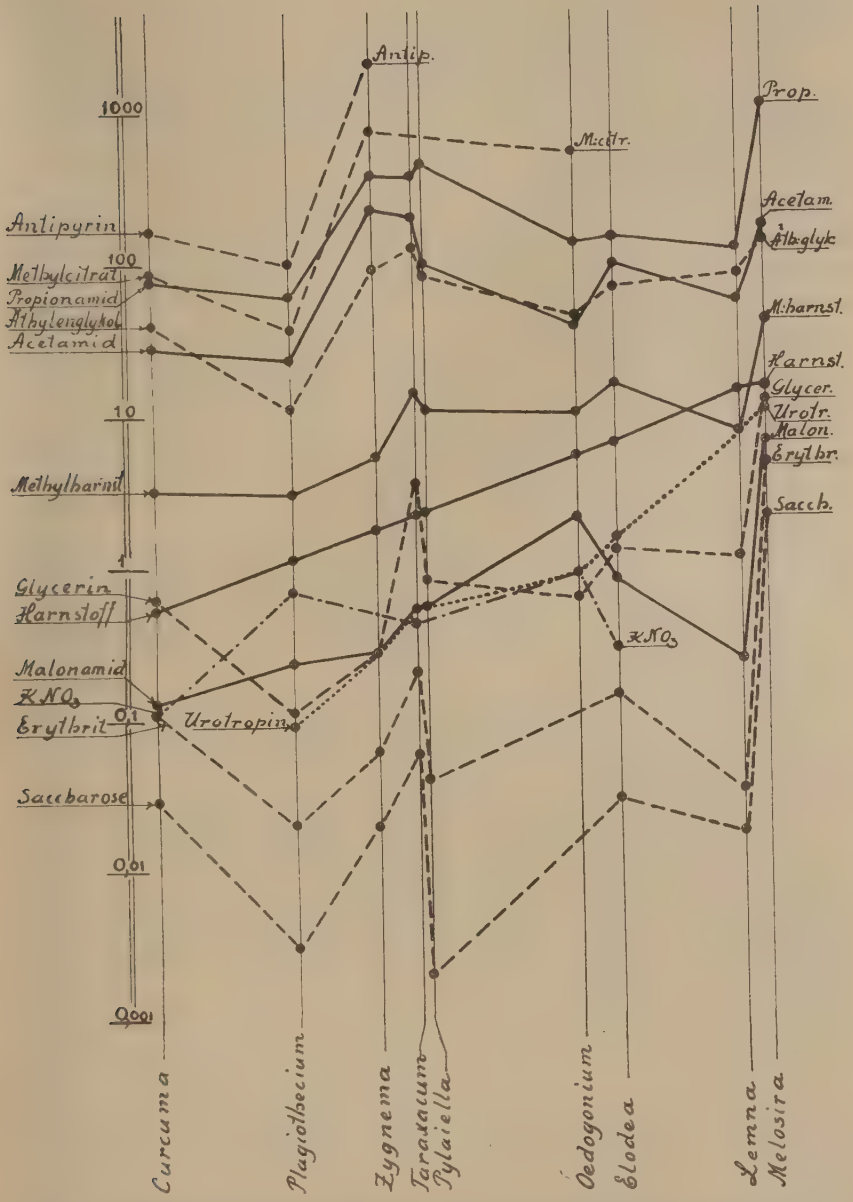


Fig. 18. Vergleichende Darstellung der Permeabilitätsreihen ($P.\ 10^4$-Werte) der untersuchten Objekte, geordnet nach steigenden Harnstoffwerten.

In Fig. 17 sieht man unzweideutig gemeinsame Züge im Verlauf der unterbrochen gezeichneten Linien, die sich hier gerade auf die NH_2-führenden Verbindungen beziehen.

Am auffallendsten ist hier die Ähnlichkeit im Verlauf zwischen der Malonamid- und der Methylharnstofflinie. Man bemerke z. B. die analogen Abwärtsknickungen bei *Curcuma* und *Lemna* usw. Auch die Harnstofflinie zeigt eine ausgeprägte Übereinstimmung mit den beiden soeben erwähnten. Doch fehlt, wie ersichtlich, an ihr die Abwärtsknickung bei *Lemna*; im Gegenteil steigt die Harnstofflinie gerade hier dermassen, dass sie über die des Methylharnstoffs ragt. Dieselbe Abweichung von den Regeln Overtons zeigen die *Elodea*-Blätter der Zone II, was aus Fig. 19 und 20 ersichtlich ist.

Den anschaulichsten Vergleich zwischen den verschiedenen Amiden gewinnt man indessen durch Fig. 18, wo die Reihen nach steigenden Harnstoffwerten angeordnet sind.

Bezüglich der Methylharnstofflinie kann man hier ihre im grossen und ganzen mit der Harnstofflinie ziemlich parallele Richtung feststellen: die grösste Ausnahme macht die von *Lemna* verursachte Überschneidung der Harnstofflinie. Die Methylharnstoffwerte für *Curcuma* und *Taraxacum* liegen etwas hoch. Wie aber schon auf S. 27 hervorgehoben wurde, ist eine pathologische Beschleunigung des Durchtritts des Methylharnstoffs bei *Curcuma* nicht ausgeschlossen. Und die hier eingetragene Methylharnstoffkonstante für *Taraxacum* ist nicht im Verhältnis zu Harnstoff reduziert (vgl. S. 40).

Auch der grösste Teil der Malonamidkurve geht annähernd parallel der Harnstofflinie. Doch ruft *Lemna*, bei der die Harnstoffdurchlässigkeit, wie wir gesehen haben, exzeptionell gross ist, eine sehr starke Knickung nach abwärts hervor. Der Abstand zwischen den Malonamid- und Methylharnstoffwerten ist bei *Lemna* ziemlich normal.

In der Urotropinkurve bemerkt man auch eine Anlehnung an die Harnstofflinie. Man muss sich aber erinnern, dass die Urotropinkonstanten wegen des früher besprochenen anomalen Verlaufs der Plasmolysekurven etwas willkürlich und unsicher sind. Die Kurven für Acetamid und Propionamid zeigen, obwohl Beziehungen zu anderen Amiden nicht vermisst werden, einen abweichenderen Verlauf. Ein auffallender Parallelismus mit der Harnstofflinie wäre aber von vornherein kaum zu erwarten. Acetamid und in noch höherem Grade Propionamid gehören ja zu den rasch permeierenden Verbindungen, hinsichtlich deren die Fehler, wenn man aus der Deplasmolyse auf die Permeiergeschwindigkeit schliessen will, immer grösser als betreffs mässig langsam permeierender Substanzen werden.

Bei der Malonamidlinie ist noch ein Umstand besonders zu beachten: in zwei Reihen steigt sie über die des Glycerins an, bei *Plagiothecium* und bei *Oedogonium*. Es dürfte kein Zufall sein, dass gerade bei diesen Objekten die

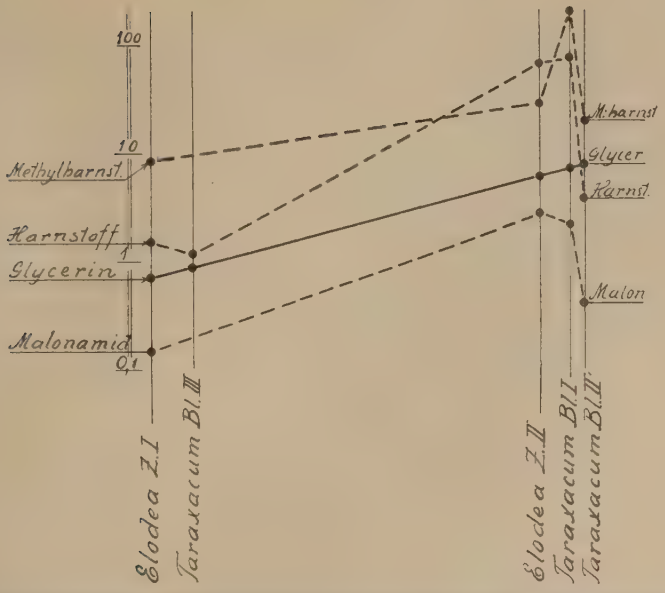


Fig. 19. Variationen der Permeationskonstanten ($P \cdot 10^4$) einiger Verbindungen bei *Elodea* und *Taraxacum*. Die Reihen nach steigenden Glycerinwerten geordnet.

Harnstoffdurchlässigkeit diejenige des Glycerins ungewöhnlich stark übertrifft: bei *Oedogonium* 8,6 mal, bei *Plagiothecium* sogar 10 mal. In bester Konformität damit steht es gleichfalls, dass *Plagiothecium* das einzige Objekt ist, bei dem die Deplasmolyse in Propionamid ein wenig rascher als in Methylcitrat geschah.

Etwas unerwartet scheint es dagegen, dass bei *Oedogonium* das Acetamid nicht schneller als Glykol permeiert. Erwartungsgemäss ist es indessen, wenn gerade bei *Curcuma*, wo Harnstoff im Verhältnis zu Glycerin ziemlich langsam permeiert, die Permeiergeschwindigkeit des Acetamids hinter der des Glykols zurückbleibt.

Zur Beleuchtung der Frage von dem Verhalten der Amide sind auch die Versuche über die Permeabilitätsänderungen bei *Taraxacum* und *Elodea* in Betracht zu ziehen: inwieweit zeigen die übrigen Amide mit dem Harnstoff gleichsinnige Änderungen der Durchlässigkeit und inwieweit unterscheiden sie sich dabei vom Verhalten des Glycerins? Vergleichen wir zuerst die *Taraxacum*-Blätter I und II unter Benutzung der Tabelle 4 und des Diagramms in Fig. 19. Dass hier wirklich ein Gegensatz zwischen den Amiden einerseits und dem Glycerin anderseits besteht, ist sofort zu ersehen. Das Glycerin tritt in die Zellen des Blattes II eher etwas schneller als in diejenigen des Blattes I ein, während die Permeation aller genannten Amide wesentlich verzögert ist.

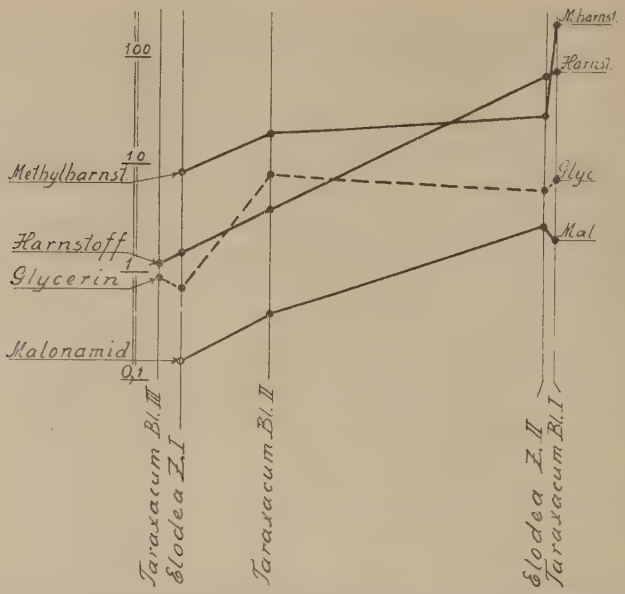


Fig. 20. Variationen der Permeationskonstanten ($P \cdot 10^4$) einiger Verbindungen bei *Elodea* und *Taraxacum*. Die Reihen nach steigenden Harnstoffwerten geordnet.

Diese Verzögerung trifft jedoch die einzelnen Verbindungen in ungleichem Masse. Am grössten ist sie hinsichtlich des Harnstoffs, der ungefähr 20 mal schneller in die Zellen des jungen als in die des alten Blattes dringt, am kleinsten hinsichtlich des Malonamids, dessen Permeiergeschwindigkeit betreffs jener Zellen nicht ganz 5 mal grösser als bezüglich dieser ist. Der Methylharnstoff nimmt hier eine mittlere Stellung ein. Bei *Elodea* gelten indessen die symbatischen Veränderungen der relativen, auf Glycerin = 1 bezogenen Permeationskonstanten nur für den Harnstoff und das Malonamid, nicht aber für den Methylharnstoff. Beim Vergleich des Blattes der Zone II mit dem der Zone I sieht man, dass die genannte relative Konstante für Harnstoff 5 mal grösser geworden, für Malonamid mehr als verdoppelt ist, während sie für Methylharnstoff von 12 auf 5 gesunken ist.

Nach WILBRANDT (1931) sollen auch solche Verbindungen, die durch Besitz alkoholischer Hydroxylgruppen gekennzeichnet sind, sich hinsichtlich der Permeabilität gleichsinnig verhalten, wenn man verschiedene Zellarten vergleicht.

Bei der Betrachtung der Fig. 17 und 18 finden wir, dass die Linien sowohl für Rohrzucker und Erythrit als für Glykol grössere Abweichungen von der Richtung der Achse der Figur zeigen, wo die Reihen nach steigenden Harnstoffwerten als wo sie nach steigenden Glycerinwerten angeordnet sind. Sehr

auffällig ist jedoch die Anlehnung jener Kurven an die Glycerinlinie keineswegs. Eine prägnante Abweichung ist z. B. die tiefe Abwärtsknickung der Saccharose- und Erythritkurve bei *Pylaiella*. Noch tiefer würden diese Linie sich bei *Oedogonium* senken, wegen der allzu langsamen Permeation haben indessen hier überhaupt keine Konstanten für die betreffenden Verbindungen bestimmt werden können. Die beiden genannten Linien für Erythrit und Saccharose zeichnen sich, wie leicht ersichtlich, durch sehr ähnlichen Verlauf aus. Man muss sich aber erinnern, dass gerade hinsichtlich dieser sehr langsam permeierenden Verbindungen Vorgänge wie Exosmose, Anatonose oder Katatonose die Schlüsse über das Permeieren mehr oder minder unsicher machen können. Bei den alkoholische Hydroxylgruppen führenden Verbindungen ist somit das gleichsinnige Verhalten bezüglich der Permeabilität nicht besonders deutlich.

Ehe der Vergleich zwischen den von mir erzielten Permeabilitätsreihen abgeschlossen wird, sei noch an die Eigenart der *Melosira* erinnert: auf den Diagrammen tritt sie ja sehr anschaulich hervor. Die schroffe Steigung besonders der Rohrzucker- und Erythritlinien zeugt von der ganz ungewöhnlich raschen Permeation sonst sehr langsam eindringender Verbindungen. Gleichfalls zeigen die Diagramme aufs deutlichste, wie nahe sich viele Verbindungen in der Reihe stehen, welche sonst durch sehr verschiedene Permeiergeschwindigkeit ausgezeichnet sind.

V. Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren.

Zu der Zeit, wo diese Studien angefangen wurden, war die Literatur über spezifische Permeabilitätsreihen noch äusserst dürftig. Meine ersten Ergebnisse konnte ich damals nur mit der von RUHLAND und HOFFMANN (1925) untersuchten *Beggiatoa* und mit der von COLLANDER und BÄRLUND (1926) studierten *Rhoeo* vergleichen.

Die letzten Jahre haben indessen auf diesem Gebiet eine sehr beträchtliche, freudig zu begrüssende Vermehrung des veröffentlichten Tatsachenmaterials mit sich geführt. Ausser der schon mehrfach genannten *Chara*-Studie von COLLANDER und BÄRLUND sind vor allem folgende botanische Untersuchungen zu nennen, bei denen längere oder kürzere Permeabilitätsreihen ermittelt worden sind: WILBRANDT (1931) bereichert unser Wissen mit Angaben über *Basella rubra* und *Begonia Credneri;* HÖFLER (1934 b) hat uns eine sehr genau durchgearbeitete Reihe von *Majanthemum* gegeben und daneben eine mehr vorläufige Mitteilung über die Reihe von *Gentiana Sturmiana* veröffentlicht, v. HOFE (1933) hat die Durchlässigkeitsverhältnisse bei *Psalliota campestris* untersucht. Die Studie von BONTE (1934) gilt *Hookeria lucens, Hydrodictyon*

Taraxacum, das unter meinen übrigen Objekten durch die grösste Zuckerdurchlässigkeit ausgezeichnet ist, anschliessen. Ist doch der *P*-Wert für Saccharose bei *Beggiatoa* etwa 23 mal grösser als bei *Melosira*, während diese Konstante des letzteren Objektes die der *Taraxacum*-Zellen mehr als 35 mal übertrifft.

Als meine *Melosira*-Studien längst abgeschlossen waren, wurde ich auf eine schon vor 40 Jahren veröffentlichte Abhandlung von Drevs (1896) aufmerksam gemacht, in der sich Angaben über die ausserordentlich grosse Permeabilität des *Melosira*-Plasmas finden. Diese beziehen sich jedoch nicht auf Anelektrolyte, sondern auf NaCl. An verschiedenen Meeresalgen stellte Drevs eine bedeutende Durchlässigkeit für dieses Salz fest, und *Melosira* übertraf in dieser Hinsicht bedeutend alle übrigen untersuchten Objekte. Der Verfasser hebt die ökologische Bedeutung dieser grossen Salzdurchlässigkeit hervor: die Algen sind z. B. in den Haffen der deutschen Ostseeküste beträchtlichen Schwankungen des Salzgehaltes im Aussenmedium ausgesetzt und können sich diesen gerade wegen der bedeutenden Salzdurchlässigkeit des Plasmas rasch anpassen.

Die in meinem Material auffallende Häufigkeit des amidophilen Permeabilitätstypus im Verhältnis zum Glycerintypus steht in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen anderer Autoren.

Unter den jenem Typus angehörigen Objekten nehmen *Oedogonium* sp. II und besonders *Plagiothecium* gewissermassen eine Sonderstellung ein. Der eigenartigste Zug der Permeabilitätsreihen der genannten Pflanzen, dass Malonamid schneller als Glycerin permeiert, lässt sie als eine überaus extreme Variante des amidophilen Typus hervortreten, die bisher nicht bekannt gewesen ist. Denn obwohl Malonamid z. B. bei den Stengelzellen von *Majanthemum* relativ schneller als bei *Chara* und den meisten untersuchten Zellen eintritt, ist seine Permeiergeschwindigkeit, wo sie studiert wurde, doch früher immer geringer als die des Glycerins gefunden worden. Unerwartet war aber die Entdeckung des bei *Plagiothecium* obwaltenden Verhaltens kaum: wie aus Abb. 10, S. 93 bei Collander und Bärlund (1933) hervorgeht, gehört Malonamid gerade zu den Verbindungen, die bei *Chara* im Verhältnis zu ihrer Öllöslichkeit auffällig langsam permeieren.

Lemna und die *Elodea*-Zellen der Zone II zeigen eine sehr augenfällige Ähnlichkeit mit der von Höfler untersuchten *Gentiana Sturmiana*. Das Charakteristische liegt bei den Reihen aller dieser Objekte vor allem darin, dass Harnstoff durch seine auch absolut genommen ganz rapide Permeiergeschwindigkeit sein Methylderivat wesentlich übertrifft. Bei *Gentiana* ist die Überlegenheit des Harnstoffs im Vergleich mit Methylharnstoff allerdings noch grösser als bei meinen Versuchspflanzen.

HOFMEISTER (1935) spricht in solchen Fällen vom »extremen Harnstofftypus». Es mag vielleicht angebracht sein, ausdrücklich hervorzuheben, dass es sich hier um etwas wesentlich anderes als die extreme »Amidophilie» handelt, durch die sich besonders *Plagiothecium* auszeichnet. Ein Vergleich zwischen den in Frage stehenden Objekten bezüglich der auf Glycerin = 1 bezogenen Permeabilitätskonstanten für Malonamid, Methylharnstoff, Acetamid usw. zeigt, dass der amidophile Typus bei *Lemna* und *Elodea* II trotz ihrer rapiden Harnstoffpermeabilität viel gemässigter ist als bei *Plagiothecium* mit seiner absolut gemessen nicht sehr grossen Harnstoffdurchlässigkeit.

Nach den Ergebnissen HOFMEISTERS würden auch die *Taraxacum*-Zellen sich dem zuletzt besprochenen Typus anschliessen, indem ihre Durchlässigkeit für Methylharnstoff etwas niedriger als für Harnstoff läge. Mit meinen Befunden steht diese Angabe jedoch in Widerspruch. Bei dem jungen »Blatt I» stellte ich eine Harnstoffpermeabilität fest, die noch weit grösser als die von HOFMEISTER beobachtete ist; und doch permeierte Methylharnstoff auch in die Zellen dieses Blattes noch beträchtlich schneller als seine Stammsubstanz.

Im Hinblick auf die vom Alter der Blätter abhängige grosse Variation der Durchlässigkeitsverhältnisse bei *Taraxacum* lässt es sich natürlich gut denken, dass es hier auch solche Blätter gibt, in denen Harnstoff tatsächlich sein Methylderivat an Permeiergeschwindigkeit übertrifft, obwohl ich auf solche nicht gestossen bin. Doch scheint es mir bedeutend wahrscheinlicher, dass die betreffenden Angaben HOFMEISTERS einfach darin ihren Grund haben, dass er die Permeation eines jeden Stoffes für sich untersuchte und nicht die Verbindungen in Parallelversuchen, wo Schnitte desselben Blattes zur gleichen Zeit in Lösungen zweier oder mehrerer Stoffe geprüft werden, miteinander verglich. Schon in Anbetracht dessen, was man früher von individuellen Variationen der Permeabilität gewusst hat, scheint mir sein Verfahren etwas bedenklich. Im Lichte der jetzt vorliegenden Erfahrungen über weitgehende Permeabilitätsunterschiede zwischen *Taraxacum*-Blättern verschiedenen Alters ist es wohl ganz klar, dass mit dieser Methode eine wirklich zuverlässige Reihe für *Taraxacum* nicht erzielt werden kann. Es geht aus der Arbeit HOFMEISTERS (1935, S. 5) hervor, dass bei der ganzen Versuchsserie mit diesem Objekt Blätter desselben Exemplars Verwendung fanden. Bei dem Stand unseres Wissens zu der Zeit, wo diese Versuche gemacht wurden, ist es ja auch sehr natürlich, dass HOFMEISTER gerade auf diese Weise für gute Vergleichbarkeit aller Experimente der Reihe sorgen wollte. Jetzt können wir aber sehen, dass durch dieses Verfahren eher das Gegenteil garantiert wurde, denn die bei verschiedenen Versuchen gebrauchten Blätter müssen ja unter diesen Verhältnissen oft ziemlich verschieden alt gewesen sein. Ich will in diesem Zusammenhang darauf hinweisen, dass die auf Grund meines Versuches 662 mit »Blatt I» erzielte Harnstoffkonstante um

fast das Vierfache jene Konstante des Methylharnstoffs übertrifft, die man aus dem Versuch 667 erhält; hier fand »Blatt II» von demselben Exemplar Verwendung.

In HOFMEISTERS Permeabilitätsreihe für *Taraxacum* kommen noch einige andere Werte vor, die etwas eigentümlich anmuten und vielleicht auch dadurch zu erklären sind, dass die bei den betreffenden Versuchen gebrauchten Blätter nicht völlig miteinander vergleichbar waren. Während bei allen übrigen pflanzlichen Objekten, deren Permeabilität für Dicyandiamid geprüft worden ist, diese Verbindung langsamer als Harnstoff in die Zellen tritt, würde nach HOFMEISTER jene Verbindung in die *Taraxacum*-Zellen 6 mal schneller als diese permeieren. Bis gezeigt worden ist, dass dieses Verhalten auch dann zum Vorschein kommt, wenn zu den Experimenten Schnitte desselben Blattes verwendet werden, ist es vielleicht am richtigsten, diese Angabe vorläufig mit einem Fragezeichen zu versehen.

Noch viel überraschender ist jedoch das Verhältnis der Konstanten für Saccharose und Glukose in der Reihe HOFMEISTERS: die Disaccharide soll etwa 4 mal schneller als die Monosaccharide eintreten. Theoretisch würde ein solches Verhalten sehr schwer verständlich sein. Als ich im Sommer 1931 die ersten Versuche mit *Taraxacum* vornahm und auf die ungewöhnlich hohe Zuckerpermeabilität dieses Objektes aufmerksam geworden war, prüfte ich in einem einzigen Versuch auch Glukose, wobei im parallelen Versuch Saccharose untersucht wurde. Da ich sonst die Glukosepermeabilität nicht untersucht habe, teile ich die betreffenden Versuche erst in diesem Zusammenhang mit.

Nr. 250—251. 21. 8. 31. Temp. 21° C. C = 0,480 GM.

Zeit:	15′	24 St.	
I C_1:	0,480	0,645	GM Saccharose
II C_1:	0,510	0,720	GM Glukose

Die Berechnung der Permeabilitätskonstanten führt zum folgenden Ergebnis:

	P'	$P.10^4$
Saccharose	0,013	0,038
Glukose	0,017	0,050

Das Verhältnis $\frac{P \text{ Glukose}}{P \text{ Saccharose}} = 1{,}3$. Es scheint mir wahrscheinlich, dass dieses Ergebnis richtiger als das von HOFMEISTER angegebene ist.

Ausser *Taraxacum* hat HOFMEISTER noch ein anderes Objekt untersucht, das mit einem von den meinigen systematisch nahe verwandt ist: *Zygnema* sp., eine Art mit erheblich grösseren Zellen als die von mir untersuchte *Z.*

cyanosporum. Der Vergleich zwischen den Permeabilitätsreihen der beiden Arten zeigt, dass sehr bedeutende Unterschiede vorhanden sind. Vor allem fällt es auf, dass die von HOFMEISTER untersuchte Art dem Glycerintypus angehört, während die meinige unbestreitbar die Eigenschaften des Harnstofftypus besitzt. Vielleicht wäre es indessen verfrüht, bestimmt zu behaupten, dass dieser beträchtliche Unterschied wirklich auf konstanten, spezifischen Eigentümlichkeiten des Plasmas der beiden zur selben Gattung gehörenden Arten beruht. Die Möglichkeit dürfte nicht ausgeschlossen sein, dass hier vielmehr verschiedene Zustände der Algenzellen sich offenbart haben, dass also bei *Zygnema* eventuell Permeabilitätsveränderungen derselben Natur auftreten, wie wir sie bei *Elodea* und *Taraxacum* kennengelernt haben (vgl. S. 67). Von den sehr wenigen in der botanischen Permeabilitätsliteratur sich vorfindenden Angaben über bedeutende Veränderungen der Durchlässigkeit, die mit verschiedenen Entwicklungszuständen der Zellen zusammenhängen, bezieht sich ein Fall gerade auf eine Zygnemacee. WEBER (1931) hat nämlich an einer *Spirogyra* folgende Beobachtungen gemacht: in 8- bis 10-prozentiger Harnstofflösung zeigen einige Zellen der Algenfäden starke Plasmolyse, die in langer Zeit kaum merkbar zurückgeht, während andere Zellen gar nicht plasmolysiert werden; die letzteren sind sehr wenig resistent gegen den Harnstoff und sterben bald ab. Nach WEBERS Auffassung beruht die Erscheinung darauf, dass jene Zellen kaum merklich für Harnstoff durchlässig, diese dagegen hochpermeabel sind. Dieser grosse Unterschied wird von WEBER auf verschiedenes Alter der Zellen zurückgeführt. Die schwerpermeablen Zellen sind gewöhnlich kürzer als die anderen, offenbar jüngst durch Teilung entstanden und noch nicht herangewachsen. Wenn die Deutung WEBERS hinsichtlich der Permeabilität der längeren Zellen stichhaltig ist, würde die Übereinstimmung mit den Befunden an *Elodea* ziemlich auffallend sein.

Die jungen *Spirogyra*-Zellen in WEBERS Versuchen könnte man den jungen *Elodea*-Zellen der Zone I an die Seite stellen. Die Ähnlichkeit wird um so grösser, als auch diese *Spirogyra*-Protoplasten zuerst eckige Plasmolyseformen aufweisen und sich nur langsam abrunden. Die längeren Zellen mit ihrer rapiden Durchlässigkeit entsprächen den *Elodea*-Zellen der Zone II. Noch sei erwähnt, dass WEBER, obwohl mehr oder minder selten, in den Fäden auch lange, »äusserlich alte» Zellen fand, die in der Harnstofflösung ganz wie die jungen plasmolysiert wurden. WEBER ist geneigt, diese Erscheinung in der Weise zu deuten, dass diese Zellen sich wieder zur Teilung vorbereiten. Auch an eine andere Deutungsmöglichkeit wäre vielleicht zu denken: diese Zellen könnten eventuell, ganz wie die *Elodea*-Zellen der Zone III, ohne irgendeine Verjüngung die sekundäre, als »Altertumssymptom» auftretende verminderte Harnstoffpermeabilität erhalten haben.

Indessen scheint mir die WEBERsche Auffassung nicht ganz einwandfrei

zu sein. Es ist schade, dass die Konzentration der bei den Versuchen verwendeten Harnstofflösung so gross war, dass die älteren Zellen fast sofort abstarben: ist es doch immer eine heikle Sache, unter solchen Umständen Rückschlüsse auf die Permeabilität zu ziehen. Fest steht aber jedenfalls, dass ein erheblicher protoplasmatischer Unterschied zwischen Zellen eines und desselben Algenfadens schon in der verschiedenen Harnstoffresistenz sich offenbart hat.

Inwieweit auch die normale Harnstoffpermeabilität hier verschiedener Grössenordnung ist, könnte sicherer beurteilt werden, wenn die Versuche mit Harnstofflösung von für alle betreffende Zellen unschädlicher Konzentration wiederholt würden. Es wäre sehr erwünscht, dass eine in solcher Weise gemachte Nachprüfung unternommen würde.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit meinen Befunden über Permeabilitätsveränderungen bei *Elodea* und *Taraxacum* zeigt auch ein Fall, der sich auf tierische Zellen bezieht. Mond und Hoffmann haben mit plasmolytischer Methode Permeabilitätsuntersuchungen an Knorpelzellen von Fröschen vorgenommen und dabei bedeutende Unterschiede hinsichtlich der Permeabilität zwischen »Winterfröschen», die eine längere Zeit im Laboratorium gehalten worden waren, und aus dem Freien frischgeholten »Frühjahrsfröschen» festgestellt. Bei diesen waren die Zellengrenzschichten überhaupt weit durchlässiger, u. a. liessen sie sogar Saccharose ziemlich rasch eintreten, während sich die Knorpelzellen der Winterfrösche impermeabel für diese Verbindung zeigten.

Einige Worte seien noch der Frage gewidmet, inwieweit die aufgedeckten spezifischen Züge der Permeabilität verschiedener Zellsorten in Beziehungen zum natürlichen System der Organismen gestellt werden können.

Auf zoologischem Gebiet sind solche Beziehungen aufgedeckt worden. Jacobs (1931 a und b) hat gezeigt, dass charakteristische Permeabilitätseigenschaften der roten Blutkörperchen verschiedener Vertebratengruppen festzustellen sind. Er und seine Mitarbeiter haben die Erythrozyten einer Anzahl von Vertebratenarten, die zu verschiedenen Klassen gehören, hinsichtlich der Durchlässigkeit für Harnstoff, Glykol und Glycerin untersucht. Dabei zeigte es sich, dass bei allen studierten Fischen und Vögeln Glykol beträchtlich schneller als die beiden anderen Verbindungen permeiert, ganz wie es bei allen untersuchten Pflanzenzellen mit Ausnahme von *Beggiatoa* der Fall ist. Dagegen verhalten sich die roten Blutkörperchen bei den Säugetieren — und hier schliessen sich auch die Schildkröten an — ganz anders. Der Harnstoff dringt hier sehr rasch ein, nicht nur sehr viel schneller als Glycerin, sondern auch beträchtlich rascher als Glykol. — Auch für engere Gruppen des Systems sind charakteristische Züge der Permeabilität festgestellt worden. Alle drei untersuchten Makrelfische repräsentieren einen ausgesprochenen Glycerintypus

während bei den drei studierten Vertretern der Heringsfamilie der Harnstoff beträchtlich rascher als Glycerin in die Erythrocyten eintritt. Unter den Säugetieren sind die Nager durch verhältnismässig grosse Glycerinpermeabilität ausgezeichnet, während die Paarhufer ihren Gegensatz in dieser Hinsicht darstellen.

Die bisher untersuchte Auswahl pflanzlicher Zellen lässt uns kaum solche deutliche Eigenheiten in den Permeabilitätsverhältnissen bestimmter systematischer Gruppen erkennen. Vielleicht verdient jedoch notiert zu werden, dass die beiden Pilze, betreffs deren Permeabilitätsreihen ermittelt worden sind, *Psalliota* und *Basidiobolus*, den Glycerintypus vertreten, der sonst seltener als der Harnstofftypus vorzukommen scheint. Und vielleicht ist es mehr als ein Zufall, dass *Melosira*, dasjenige von meinen Objekten, welches die ohne Vergleich ausgeprägteste Eigenart bezüglich der Permeabilität aufweist, einer auch morphologisch so eigenartigen und scharf umschriebenen Gruppe wie den Diatomeen angehört.

Über die systematische Stellung dieser Gruppe sind etwas verschiedene Auffassungen zum Ausdruck gekommen. Z. B. wird sie in den ersten Auflagen des Wettsteinschen Handbuches mit den Peridineen und Conjugaten zum Stamm der Zygophyta vereinigt, während sie in der letzten Auflage als eigener Stamm von jenen Gruppen abgetrennt wird. Wenn künftige Untersuchungen zeigen sollten, dass der von *Melosira* vertretene Permeabilitätstypus eine weitere Verbreitung unter den Kieselalgen hat, könnte man hierin eine von Seiten der Protoplasmaforschung gelieferte Stütze für die Richtigkeit der letzteren Auffassung sehen.

VI. Die Permeabilitätstheorien.

In der Einleitung wurden die wichtigsten der zur Erklärung der Plasmapermeabilität aufgestellten Theorien erwähnt. Ohne Zweifel ist es eine ganz richtige Kennzeichnung der Sachlage, wenn von Collander (1932) hervorgehoben wird, dass in der letzten Zeit gewissermassen eine Verständigung zwischen den Anhängern der früher einander schroff gegenüberstehenden Meinungen eingetreten ist. Die allermeisten Anhänger der Lipoidtheorie geben ohne weiteres zu, dass Tatsachen betreffs der Plasmapermeabilität vorliegen, die sich schwerlich anders als durch die Annahme einer Molekülsiebwirkung der massgebenden plasmatischen Grenzschichten deuten lassen. Ebenso fällt es wohl jetzt keinem der früheren Vorkämpfer der Ultrafiltertheorie ein, der Lipoidlöslichkeit alle Bedeutung für die Durchlässigkeit abzusprechen.

Aber auch wenn man darüber einig ist, dass keine von den zuerst aufgestellten Hypothesen allein für sich genügt, um die Permeabilitätserscheinun-

gen zu erklären, herrscht doch grosse Unstimmigkeit über die quantitative Bedeutung der einzelnen Faktoren. Wieviel bedeutet die Löslichkeit der permeierenden Verbindungen, wieviel ihre Molekülgrösse, welche Rolle spielen die Adsorptionsverhältnisse bei der Permeation? Das alles sind Fragen, über die die Ansichten der Forscher noch ziemlich weit auseinandergehen. Zweifellos können sie auch keine für alles Protoplasma gültige Antwort bekommen. Die sehr beträchtlichen Variationen der Permeabilität von Objekt zu Objekt sind unmöglich ohne die Annahme zu erklären, dass die relative Bedeutung der verschiedenen für die Permeabilität massgebenden Faktoren nicht überall die gleiche sein kann.

Der Frage, wie meine Ergebnisse zu den verschiedenen Permeabilitätstheorien stehen, seien einige allgemeinere Erörterungen vorausgeschickt.

In der Einleitung wurde eine Äusserung Ruhlands und Hoffmanns zitiert, nach der die Ultrafiltertheorie bei der Erklärung der Permeabilitätsverhältnisse gleichsam den grossen Grundrahmen abgibt, innerhalb dessen doch ein weiter Spielraum für die Wirkungen anderer Faktoren verschiedener Art gegeben sein würde. Wenn man die heute bekannten Tatsachen überblickt, kann man doch wohl mit Sicherheit behaupten: betreffs der grossen Mehrzahl der Zellen ist der Einfluss der Molekülgrösse der permeierenden Verbindungen nicht so gross, dass man hierin den wichtigsten unter den die Permeationsgeschwindigkeit bestimmenden Faktoren erblicken könnte. Diese Stellung kommt unleugbar der Lipoidlöslichkeit oder eventuell einem Faktor, der mit dieser verknüpft ist, zu.

Wir müssen uns nämlich erinnern, dass von einigen Forschern Adsorptionsvorgängen eine beträchtliche oder sogar entscheidende Rolle bei den Durchlässigkeitserscheinungen zugeteilt worden ist. Der Grund hierfür ist vor allem der, dass in sehr vielen Fällen ein Parallelismus zwischen der Oberflächenaktivität der Verbindungen und deren Permeiergeschwindigkeit festzustellen ist. Bekanntlich zeigen indessen Oberflächenaktivität und Lipoidlöslichkeit in hohem Grade symbate Variation, weshalb es keine leichte Sache ist zu entscheiden, welcher von diesen Faktoren den eigentlich massgebenden Einfluss auf die Permeationsvorgänge hat.

Vielleicht ist diese Entscheidung auch von geringerer Bedeutung, als man sich oft vorgestellt hat. Es dürfte sehr wahrscheinlich sein, dass die diosmotisch massgebenden Plasmagrenzschichten sich in ihrem Bau jenen von den Physikern in der letzten Zeit studierten Häutchen anschliessen, die nur aus ganz wenigen Molekülschichten bestehen. Man fragt sich, ob nicht die Grenze zwischen Begriffen wie Löslichkeit und Adsorption unter den bei solchen Häutchen herrschenden eigenartigen Verhältnissen ziemlich verwischt ist. Lipoidlöslichkeit und Oberflächenaktivität sind ja übrigens, wie Frey-Wyssling (1935) neulich betont hat, eigentlich als der Ausdruck ein und der-

selben Eigenschaft eines gelösten Stoffes, nämlich seiner Hydrophobie, zu betrachten. Dies bitte ich den Leser im Sinn zu behalten, wenn ich im folgenden der Einfachheit halber vom Lipoidlöslichkeitsfaktor spreche.

Die Auffassung, dass dieser Faktor bei den Versuchen, die Plasmadurchlässigkeit zu erklären, in den Vordergrund zu stellen ist, erhält durch eine wichtige Feststellung COLLANDERS und BÄRLUNDS eine sehr starke Stütze: die Permeiergeschwindigkeit der allermeisten geprüften Verbindungen ist bei *Chara* den experimentell festgestellten Verteilungskoeffizienten Öl : Wasser im grossen und ganzen nicht nur symbat, sondern geradezu direkt proportional. Für die wenigen Ausnahmen von dieser Regel können die Verfasser ziemlich plausible Gründe vorführen. Die wichtigste Abweichung ist zweifellos die, dass sehr kleinmolekulare Verbindungen schneller eintreten, als im Hinblick auf ihre Lipoidlöslichkeit zu erwarten wäre. Dies spricht ja sehr zugunsten der Ansicht, dass die Plasmahaut in der Tat auch eine Molekülsiebwirkung ausübt.

Die Bedeutung der Molekülgrösse für die Permeation scheint mir aber von einigen Autoren auch in letzter Zeit entschieden überschätzt worden zu sein, indem man bei der Abschätzung der Rolle dieses Faktors einen nicht zum Ziele führenden Weg eingeschlagen hat.

Als Beispiele seien hier ein paar Arbeiten besprochen, in denen Ansichten über die Porengrösse der Plasmahaut der untersuchten Objekte vorgeführt werden, die meines Erachtens nicht durch die experimentellen Befunde bewiesen, ja, nicht einmal wahrscheinlich gemacht worden sind. SCHMENGLER und HÖBER (1933) haben die Durchlässigkeit der Harnkanälchen in der Froschniere für verschiedene Nichtelektrolyte studiert. Die untersuchten Verbindungen waren: Kreatinin, Asparagin, Acetamid, Thioharnstoff, Methylharnstoff, Lactamid, Malonamid, Butyramid sowie von N-freien Stoffen Glykol, Glycerin, Dioxyaceton, Glukose und Mannit. Es wird konstatiert, dass Asparagin, Glukose und Mannit nicht merkbar in die Zellen der Harnkanälchen permeieren, während alle übrigen genannten Verbindungen mit grösserer oder kleinerer Geschwindigkeit eindringen. Die untersuchten Stoffe werden ohne weiteres — mit Ausnahme des Butyramids — als gar nicht oder kaum lipoidlöslich bezeichnet, und es scheint den Verfassern klar, dass ihre Permeation, die nachweislich ein physikalischer Diffusionsvorgang ist und nicht mit der »physiologischen» Sekretionstätigkeit der Zellen zusammenhängt, durch die Poren der Plasmagrenzschichten geschieht, da die Permeationsgeschwindigkeit im grossen und ganzen dem Molekularvolumen antibat erscheint. Nur das Butyramid tritt im Verhältnis zu seinem Molekularvolumen viel zu schnell ein, was auf seine »nicht ganz unbedeutende» Lipoidlöslichkeit zurückgeführt wird. Der Grenzwert der Molekülgrösse, der über Permeation und Nichtpermeation entscheidet, liegt nach den Verfassern

zwischen dem MV des Kreatinins (115,7) und dem der Arabinose (153,4). Die Verfasser vergleichen ihr Objekt auch mit anderen untersuchten Zellarten gerade hinsichtlich der Porengrösse. Dabei wird z. B. geltend gemacht, dass die Poren der *Rhoeo*-Protoplasten etwas grösser sind, da Arabinose hier noch merklich eindringt.

Diese Ausführungen sind jedoch meines Erachtens schwach fundiert. Der Grundfehler liegt zweifellos darin, dass die wechselnde Lipoidlöslichkeit der genannten untersuchten Verbindungen gar nicht in Betracht gezogen ist. Auch wenn sie bei ihnen allen klein ist, zeigt sie doch nicht unbeträchtliche Variationen, und in der Tat ist es ausserordentlich wahrscheinlich, dass die festgestellten Tatsachen gerade auf diese Variationen der Lipoidlöslichkeit zurückzuführen sind. Dass diese Erklärungsmöglichkeit den Verfassern nicht eingefallen zu sein scheint, hängt wohl damit zusammen, dass sie sich nicht die ausserordentliche Grösse der diffusionshemmenden Wirkung der Plasmagrenzschichten klar gemacht haben. Ich will hier an einige Feststellungen von COLLANDER und BÄRLUND (1933) erinnern: durch das — ungewöhnlich permeable — Plasma von *Chara ceratophylla* diffundieren Harnstoff, Glycerin und Saccharose bzw. 21000, 80000 und mehr als 100000 mal langsamer als durch eine gleich dicke Wasserschicht. Es ist ja wahr, dass die von SCHMENGLER und HÖBER untersuchten Verbindungen im grossen und ganzen — mit der genannten Ausnahme des Butyramids — mit ihrem Molekularvolumen antibater Geschwindigkeit permeieren. Aber es verhält sich in diesem Falle gerade so wie bei der von SCHÖNFELDER (1931, Abb. 6, S. 496) graphisch dargestellten Permeationsreihe von *Rhoeo:* mit zunehmender Molekülgrösse nimmt leider die Lipoidlöslichkeit ab. Wie COLLANDER und BÄRLUND gegen SCHÖNFELDER bemerken, kann in einem solchen Falle nicht aus den vorliegenden Tatsachen ersehen werden, von welchem der genannten Faktoren das konstatierte Verhalten in erster Linie abhängt. Ganz dasselbe ist gegen SCHMENGLER und HÖBER einzuwenden. Und wenn man in Betracht zieht, dass die an den in Frage stehenden Nierenzellen festgestellten Tatsachen wirklich sehr gut mit dem Permeabilitätsverhalten der meisten typischen Pflanzenzellen übereinstimmen, wenn man weiter bedenkt, dass erwiesenermassen bei *Chara*, welches Objekt durch eine sehr typische Permeabilitätsreihe gekennzeichnet ist, die allermeisten der sehr zahlreichen untersuchten Verbindungen im grossen und ganzen ihrer Öllöslichkeit proportional permeieren, dann muss es als mindestens sehr wahrscheinlich betrachtet werden, dass die Ergebnisse SCHMENGLERS und HÖBERS gerade durch die Löslichkeitstheorie ihre natürlichste Erklärung erhalten. Jedenfalls dürfte man behaupten können, dass die Verfasser keine wirklichen Gründe für die von ihnen gegebene Deutung im Sinne der entscheidenden Bedeutung der Molekülsiebwirkung vorführen. Die vergleichenden Spekulatio-

nen über die Porengrösse verschiedener Objekte, die auf S. 220 graphisch dargestellt werden, sind deshalb entschieden abzulehnen.

In der botanischen Literatur stösst man auf ähnliche Gedankengänge bei Bonte (1934). Ich nehme als Beispiel die Tabellen auf S. 216 und 217, die die relative Permeiergeschwindigkeit verschiedener Verbindungen in die Blattzellen des Mooses *Hookeria lucens* beleuchten. Die geprüften Stoffe werden dabei auf die zwei Kategorien »nicht oberflächenaktive» und »oberflächenaktive» verteilt. Von der erstgenannten Gruppe wird gesagt, dass bei ihr »fast ausnahmslos nur die Grösse ihres Molekularvolumens über das Eindringen entscheidet». Ganz wie bezüglich der soeben besprochenen Ausführungen Schmenglers und Höbers muss hier gesagt werden, dass diese Aussage unbegründet erscheint. Es ist zwar auch hier ganz richtig, dass die Eintrittsgeschwindigkeit der »nicht oberflächenaktiven» Stoffe ihrem Molekularvolumen antibat ist. Aber bei fast allen in die Tabelle aufgenommenen Stoffen liegt die Sache wieder so, dass diejenigen Verbindungen, welche kleinere Moleküle haben, auch stärker lipoidlöslich sind. Eine Ausnahme macht hier nur das Paar Harnstoff-Thioharnstoff. Es liegt somit kein Grund vor, die wahrgenommenen Unterschiede im Permeationsvermögen als gerade von jenem Faktor abhängig zu betrachten. Im Hinblick auf die sonst bekannten Tatsachen muss die Erklärung im Sinne der Löslichkeitstheorie als bei weitem die wahrscheinlichste gelten. Nur das rasche Eindringen des Harnstoffs dem Thioharnstoff gegenüber findet wohl im Ultrafilterprinzip seine natürlichste Deutung.

Resümierend will ich also hervorheben, dass man bei der theoretischen Interpretation gewonnener Permeabilitätsergebnisse allen Anlass hat, in erster Linie auf die relative Lipoidlöslichkeit Bezug zu nehmen. Erst wenn wirklich dargelegt worden ist, dass diese oder jene Verbindung schneller, als es durch ihre Löslichkeitseigenschaften erklärt werden kann, permeiert, erst dann scheint es motiviert, die Molekülgrösse als Erklärungsprinzip heranzuziehen.

Um einen anschaulichen Überblick über die Abhängigkeit der Permeiergeschwindigkeit von den besprochenen Faktoren zu erhalten, habe ich für meine Objekte Diagramme gezeichnet, die sich in der Art der Darstellung ganz der Abbildung 10 bei Collander und Bärlund (1933 S. 93) anschliessen. Die Ordinaten geben die auf die Flächeneinheit bezogenen Permeationskonstanten an, als Abszissen werden die Verteilungskoeffizienten Olivenöl : Wasser benutzt. Die letztgenannten Werte sind der zitierten Arbeit Collanders und Bärlunds entnommen. Das angewendete Netz ist logarithmisch, weil ja sowohl die Permeationskonstanten als die Verteilungskoeffizienten sich über mehrere Grössenordnungen erstrecken. Moleküle von verschiedenen Grössenklassen werden in den Diagrammen mit verschiedenen Zeichen dargestellt, wodurch ein eventueller Einfluss der Molekülgrösse anschaulich zum Vorschein kommt.

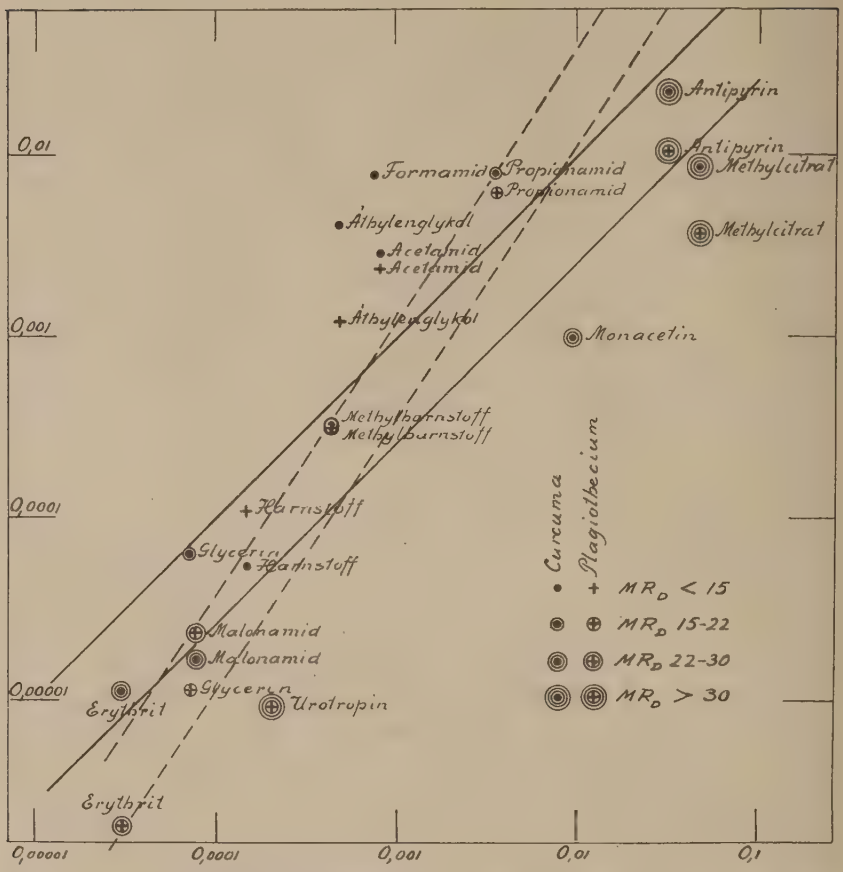


Fig. 21. Abszisse: Verteilungskoeffizient Olivenöl : Wasser (nach COLLANDER und BÄRLUND). Ordinate: Permeationskonstante (*P*) für *Curcuma* und *Plagiothecium*.

Es scheint mir nicht nötig, die Diagramme für alle meine Objekte wiederzugeben. *Taraxacum* und *Elodea* mit ihren bezüglich mehrerer Stoffe variablen Permeationskonstanten schliesse ich hier aus.

Wenn die ermittelten Permeationskonstanten den Verteilungskoeffizienten Olivenöl : Wasser genau proportional wären, würden die dargestellten Punkte in einer geraden Linie liegen, die mit den beiden Achsen des Koordinatensystems einen Winkel von 45° bildet. Es ist aber von vornherein klar, dass eine genaue Proportionalität nicht einmal dann zu erwarten wäre, wenn die Löslichkeit der Verbindungen in den Lipoiden der Plasmahaut tatsächlich der einzige Faktor wäre, von dem die Permeiergeschwindigkeit abhinge. Denn

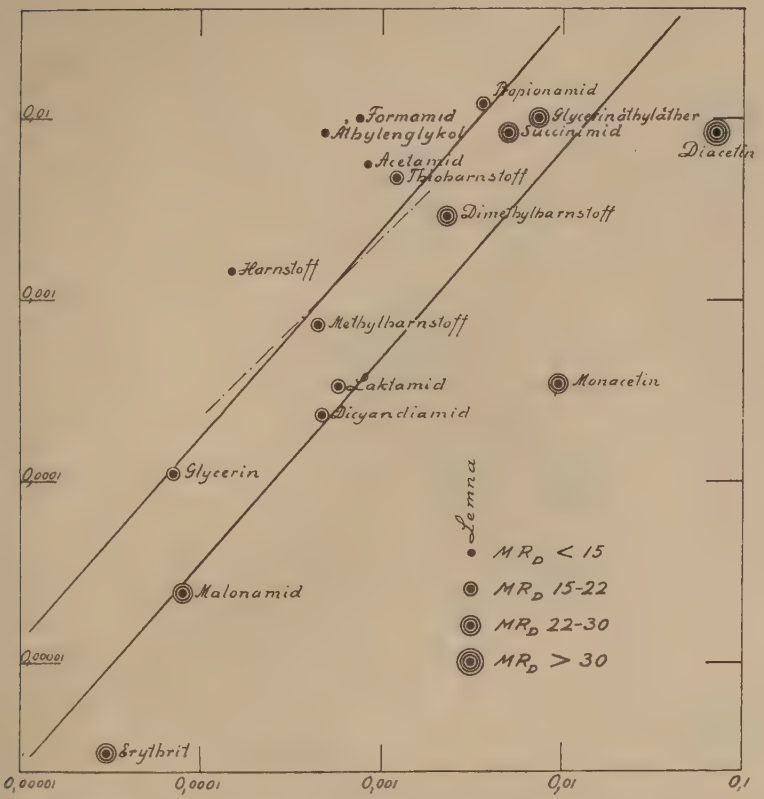


Fig. 22. Abszisse: Verteilungskoeffizient Olivenöl : Wasser (nach COLLANDER und BÄRLUND). Ordinate: Permeationskonstante (*P*) für *Lemna*.

wie COLLANDER und BÄRLUND bezüglich *Chara* bemerken, bestehen die Plasmalipoide der untersuchten Objekte selbstverständlich keinesfalls aus Olivenöl und haben natürlich auch nicht exakt dieselben Lösungseigenschaften wie dieses. Eine Streuung der Punkte muss natürlich weiter von den unvermeidlichen Versuchsfehlern bei der Bestimmung der Verteilungskoeffizienten verursacht werden. Da die Lipoidlöslichkeit bei vielen der untersuchten Verbindungen sehr gering ist, sind diese Fehler wahrscheinlich nicht ganz unbeträchtlich. Dazu kommen noch die unvermeidlichen Fehler beim Bestimmen der Permeationskonstanten; und es liegt ja in der Natur der Sache, dass diese bei Anwendung osmotischer Methoden unvergleichlich grösser als bei der an *Chara* verwendeten direkten Zellsaftanalyse werden. In der Abb. 10 bei COLLANDER und BÄRLUND (1933) fällt die grosse Mehrzahl der Punkte zwischen zwei parallele, einander ziemlich genäherte Linien, die die Achsen des Koordinatensystems

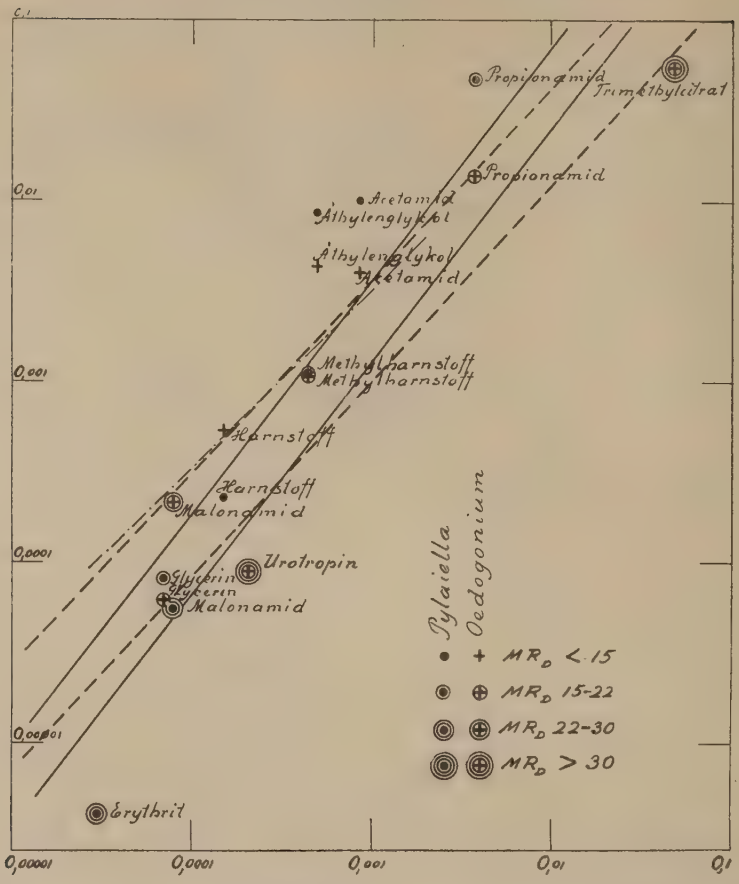


Fig. 23. Abszisse: Verteilungskoeffizient Olivenöl : Wasser (nach COLLANDER und BÄRLUND). Ordinate: Permeationskonstante (*P*) für *Pylaiella* und *Oedogonium*.

unter einem Winkel von 45° schneiden. Wegen der kleineren Zahl der von mir untersuchten Verbindungen macht sich die betreffende Proportionalität nicht mit derselben Evidenz wie bei *Chara* geltend. Immerhin tritt aber die weitgehende Übereinstimmung zwischen Öllöslichkeit und Permeiergeschwindigkeit auch auf meinen Diagrammen deutlich genug hervor.

Bezüglich der meisten Objekte müssen aber die parallelen Linien etwas steiler als im Winkel von 45° gezogen werden, damit die meisten Punkte zwischen sie fallen.[1]) Es würde jedoch sicher verfehlt sein, hieraus den Schluss

[1]) In Fig. 22, 23 und 24 bildet eine mit Strichen und Punkten gezeichnete Linie den genannten Winkel mit den Achsen des Koordinatensystems.

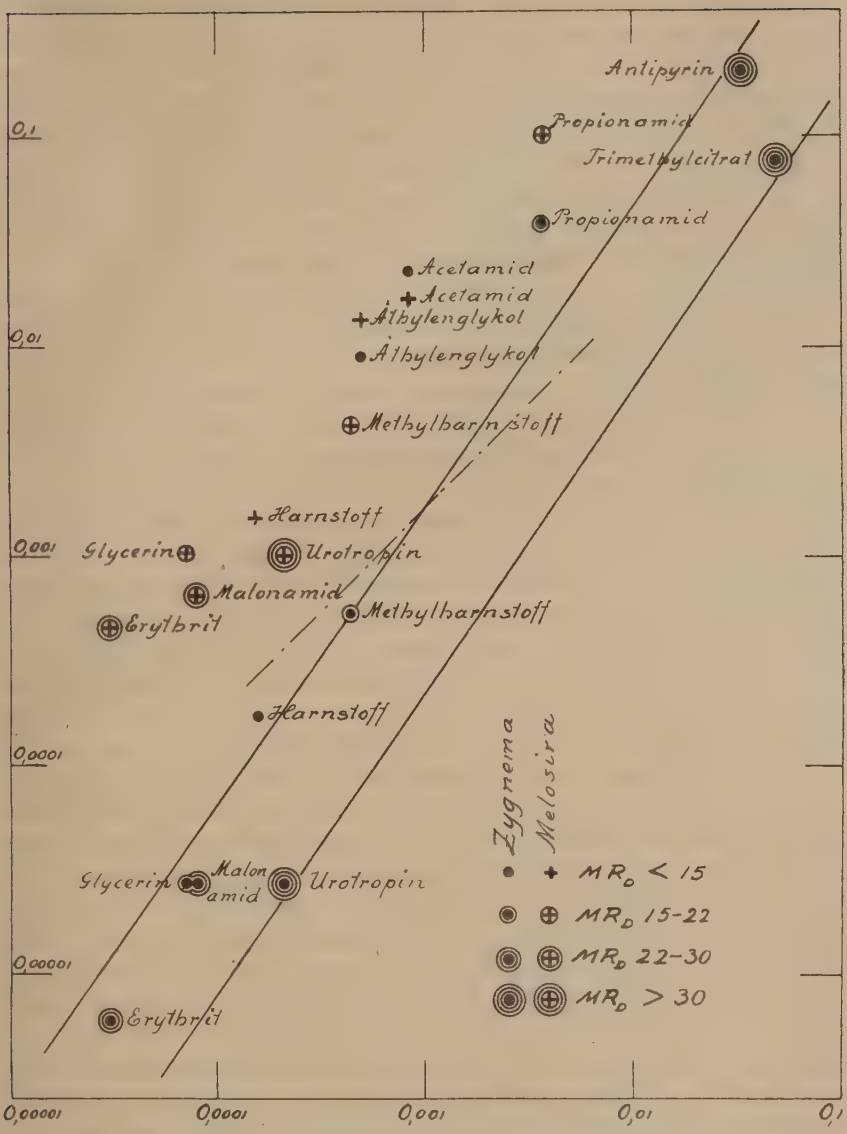


Fig. 24. Abszisse: Verteilungskoeffizient Olivenöl : Wasser (nach COLLANDER und BÄRLUND). Ordinate: Permeationskonstante (*P*) für *Zygnema* und *Melosira*.

zu ziehen, dass die Permeiergeschwindigkeit im ganzen zwar der Lipoidlöslichkeit symbat, aber im stärkeren Masse als diese vergrössert würde. Wie bei Besprechung der Fehlerquellen hervorgehoben ist, werden die auf osmotischem Wege bestimmten Permeationskonstanten gerade für die schnell permeierenden Stoffe zu hoch ausfallen. Die steilere Richtung der gezogenen Linien ist demnach nichts Überraschendes, auch wenn vollkommene Proportionalität zwischen Lipoidlöslichkeit und Permeiergeschwindigkeit bestände.

Richten wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf diejenigen Punkte der Diagramme, die ausserhalb der gezogenen Linien liegen, mit anderen Worten auf diejenigen Stoffe, die im Verhältnis zu ihrer Lipoidlöslichkeit entweder unerwartet langsam oder unerwartet schnell permeieren.

Die in meinem Material hervortretenden Abweichungen von dem nach der Löslichkeitsregel Erwartungsgemässen zeigen überhaupt eine auffällige Übereinstimmung mit den Ergebnissen anderer Forscher.

In Fig. 22 zeugt die Lage der Punkte für Mono- und Diacetin von einer beträchtlich langsameren Permeation in die *Lemna*-Zellen, als man dem erhaltenen Verteilungsquotienten Olivenöl : Wasser gemäss erwarten sollte. Diacetin habe ich sonst nicht untersucht, wogegen Monoacetin auch bei *Curcuma* geprüft wurde; hier zeigt sich auch eine entsprechende Anomalie, obwohl die Abweichung nicht so gross ist. Ähnliche Erfahrungen haben Collander und Bärlund an *Chara*, der letztgenannte an *Rhoeo* sowie Hofmeister (bezüglich des Monoacetins) an den meisten von seinen Objekten gemacht. Collander und Bärlund weisen darauf hin, dass es sich in diesem Falle vielleicht doch nur um eine scheinbare Ausnahme von der Löslichkeitsregel handelt. Die Acetine sind nämlich sehr schwierig in reiner Form herzustellen. Es ist sehr wohl möglich, dass die käuflichen Präparate dieser Verbindungen irgendeinen stark lipoidlöslichen Stoff als Verunreinigung enthalten, auf dessen Rechnung die hohen Werte der Verteilungsquotienten Äther : Wasser oder Olivenöl : Wasser zu schreiben sind.

Die Zeichen für Malonamid und Erythrit, die sich in der Abb. 10 bei Collander und Bärlund unterhalb der gezogenen parallelen Linien befinden, haben auch bei manchen von meinen Diagrammen eine unerwartet niedrige Lage. Bezüglich des Erythrits ist dies auf den Diagrammen für *Pylaiella* und *Lemna* zu sehen. Noch langsamer als bei diesen Objekten hat Erythrit bei *Oedogonium* permeiert; das Zeichen für diese Verbindung fehlt in Fig. 23 gerade deshalb, weil wegen der langsamen Permeation keine Konstante erzielt werden konnte. Im Verhältnis zu dem für Malonamid bestimmten Verteilungskoeffizienten Öl : Wasser ist dieser Stoff besonders bei *Curcuma* (Fig. 21) und den *Elodea*-Zellen der Zone I (Diagramm hier nicht mitgeteilt) zu langsam eingetreten. Z. B. bei *Rhoeo* ist diese Abweichung des Malonamids noch beträchtlich grösser, wie Bärlund festgestellt hat.

COLLANDER und BÄRLUND weisen darauf hin, dass die Bestimmung sowohl der Öllöslichkeit als der Permeiergeschwindigkeit des Erythrits und des Malonamids deshalb ziemlich ungenau ausfallen muss, weil jene Grössen hier sehr klein sind. Sie halten es deshalb für möglich, dass das abweichende Verhalten dieser Verbindungen vielleicht Versuchsfehlern zuzuschreiben ist.

Aus einigen Diagrammen ist auch ein im Verhältnis zur Öllöslichkeit zu langsames Permeieren des Urotropins zu ersehen. Sehr deutlich kommt dies z. B. bei *Plagiothecium* (Fig. 21) zum Vorschein. Gerade bei diesem Objekt muss die niedrige Lage des Urotropinzeichens auffallen; denn sonst permeieren ja gerade hier die durch Besitz von Aminogruppen ausgezeichneten Verbindungen auffallend schnell. Es ist indessen daran zu erinnern, dass die Plasmolysekurve für Urotropin bei meinen Versuchsobjekten durchgehend einen abweichenden Verlauf hat, indem sie merkwürdig hoch beginnt, aber dann, steiler als erwartungsgemäss verlaufend, andere Kurven schneidet. Wäre die Deplasmolyse längere Zeit hindurch verfolgt und der Berechnung der Konstanten ein niedrigerer ω-Wert zugrunde gelegt worden, dann hätte wahrscheinlich das Urotropinzeichen in Fig. 21 eine normalere Lage. Anderseits würde natürlich die Wahl eines ω-Werts ganz im Anfangsteil der Kurve zu einem noch niedrigeren Wert der Konstante führen. Die Erklärung des eigentümlichen anomalen Verlaufs der Urotropinkurve ist ziemlich wahrscheinlich in einer Hydratisierung zu suchen: durch Bindung von Wassermolekülen würde der osmotische Wert einer Urotropinlösung erhöht werden. Zugunsten dieser Auffassung spricht die Erwärmung, die beim Auflösen des Urotropins in Wasser zu beobachten ist.

Es lässt sich denken, dass die niedrige Lage des Urotropinzeichens auch durch die Grösse des Urotropinmoleküls beeinflusst sein könnte. Man bemerke, dass auch das sehr grossmolekulare Trimethylcitrat im *Plagiothecium* - Diagramm beträchtlich unterhalb der parallelen Linien liegt! Möglicherweise verhält es sich so, dass den grossen Molekülen ein Porenweg verschlossen ist, der noch den mittelgrossen Molekülen wenigstens einigermassen zu Gebote steht. Bei *Chara* bezeichnen COLLANDER und BÄRLUND einen solchen Unterschied zwischen mittelgrossen und grossen Molekülen als vielleicht andeutungsweise vorhanden.

Bleibt dieser Unterschied somit auch bei meinen Objekten fraglich, so dürfte es aber doch gar nicht zweifelhaft sein, dass das Ultrafilterprinzip bezüglich der kleinen Moleküle mit einer Molrefraktion < 15 sich auch bei allen von mir untersuchten Zellsorten geltend macht. Die Zeichen der kleinmolekularen Verbindungen Glykol, Formamid und Acetamid sind ganz ohne Ausnahme, dasjenige des Harnstoffs bei den allermeisten Objekten oberhalb der parallelen Linien zu finden. Es sei auch betont, dass Formamid, das sich unter den verwendeten Verbindungen durch das kleinste Molekül auszeichnet, bei allen

von mir diesbezüglich geprüften Objekten, *Elodea*, *Lemna*, *Curcuma* und *Allium*, eine besonders grosse Abweichung in dieser Richtung zeigt, indem es schneller als das lipoidlöslichere Acetamid permeiert. Dieses zuerst von Collander an *Rhoeo* beobachtete Verhalten ist wohl an allen bisher in dieser Hinsicht untersuchten Zellarten festgestellt worden.[1])

Ungleich grösser als bei meinen übrigen Versuchsobjekten ist offenbar die Bedeutung des Ultrafilterprinzips bei *Melosira*. Das verhältnismässig rasche Eintreten solcher durch überaus geringe Lipoidlöslichkeit ausgezeichneter Verbindungen wie Saccharose und Erythrit kann schwerlich in anderer Weise erklärt werden als durch die Annahme, dass das relative Porenareal der Plasmahaut bei *Melosira* beträchtlich grösser als bei den übrigen von mir untersuchten Zellsorten ist. In gutem Einklang mit der Vorstellung von der hervorragenden Bedeutung des Filterprinzips bei *Melosira* steht ja auch der im vorhergehenden betonte Zug, dass die Unterschiede bezüglich der Permeiergeschwindigkeit zwischen verschiedenen Substanzen verhältnismässig geringfügig sind. Denn es ist ja klar, dass, je grösser das relative Porenareal ist, desto weniger die diosmotischen Vorgänge von den Verhältnissen bei freier Diffusion abweichen. Und bei dieser zeigen ja bekanntlich die Diffusionsgeschwindigkeiten verschiedener Stoffe keine grossen Differenzen.

Mit *Beggiatoa mirabilis* kann *Melosira* indessen offensichtlich nicht entfernt bezüglich des relativen Porenareals wetteifern. Dies hängt natürlich teils von der Anzahl, teils von der Grösse der »Poren» ab. Es ist möglich, dass die Überlegenheit der *Beggiatoa* im Vergleich mit *Melosira* in dieser Hinsicht dem erstgenannten und nicht dem letzten Faktor zuzuschreiben ist. Die oben berührte Tatsache, dass der Rohrzucker im Verhältnis zu Glycerin und Erythrit bei *Melosira* schneller als bei *Beggiatoa* durch das Plasma dringt, würde nämlich leicht erklärlich sein, wenn man annimmt, dass die Plasmahaut bei *Melosira* zwar weniger zahlreiche, aber etwas grössere Interstitien zwischen den Lipoidteilchen besitzt.

Es wäre zweifellos verfehlt, sich vorzustellen, dass alle Züge im Permeierverhalten der verschiedenen Verbindungen durch Kombination der Löslichkeit in einer bei allen Objekten gleichartigen Lipoidschicht mit einer Molekülsiebwirkung der Plasmahaut erklärt werden könnten. Von verschiedenen Seiten ist schon hervorgehoben worden, dass z. B. der prägnante Unterschied zwischen dem Harnstofftypus — oder dem amidophilen Typus, wie er hier

[1]) In diesem Zusammenhang sei ein Druckfehler in Abb. 10 bei Collander und Bärlund (1933, S. 93) berichtigt. Das Zeichen für Formamid liegt zu weit nach rechts: sein Abszissenwert soll ja kleiner und nicht grösser als der des Acetamids sein.

genannt worden ist — und dem Glycerintypus in dieser Weise nicht erfasslich ist. Solche Tatsachen dürften schwerlich anders gedeutet werden können, als wie es HÖBER und seine Schüler getan haben (vgl. z. B. WILBRANDT 1931): es muss eine von Objekt zu Objekt wechselnde Zusammensetzung der Plasmalipoide angenommen werden. Über die wahrscheinliche Ursache der bei so vielen Zellen stattfindenden Bevorzugung der Amide beim Permeieren haben physikalische Modellversuche interessante Aufschlüsse gegeben. Ein Zusatz von Ölsäure zu Olivenöl bewirkt einen bedeutenden Anstieg der Löslichkeit[1]) der Aminogruppen enthaltenden, schwach basischen Verbindungen. Quantitative Angaben über diese Wirkung des Ölsäurezusatzes findet man bei COLLANDER und BÄRLUND 1933. Schon früher hatte WATZADSE (1929) geltend gemacht, dass der Ölsäuregehalt des Öles die Aufnahme gerade basischer Stoffe begünstigt; das empirische Material, auf das sich diese Behauptung stützte, war jedoch nicht einwandfrei.

Die schon mehrfach von früheren Autoren ausgesprochene Hypothese, dass die Eigenschaften des amidophilen Typus durch eine verhältnismässig saure Lipoidschicht des Protoplasten verursacht werden, ist zweifellos sehr wahrscheinlich gemacht worden.

Zum Schluss sei noch die Frage aufgeworfen, inwieweit eine kausale Einsicht in die bei *Taraxacum* und *Elodea* gefundenen Permeabilitätsänderungen zu gewinnen ist.

Als ich zuerst darauf aufmerksam wurde, dass die jüngeren Blätter bei *Taraxacum* im Sommer leichter permeabel für Harnstoff als für Glycerin sind, während die alten sich umgekehrt verhalten, war ich geneigt, die Erklärung dieser Tatsache in einer Veränderung der Porengrösse der Plasmahaut zu vermuten: die »Poren» wären in den Zellen eines jungen Blattes eben so gross, dass die Harnstoffmoleküle ziemlich leicht, die grösseren Glycerinmoleküle dagegen verhältnismässig schwer oder vielleicht gar nicht durch sie permeieren können; später würde dann eine Verengung der Poren eintreten. Dass diese Deutung jedoch kaum ausreichend ist, zeigt sich, wenn man auch Methylharnstoff und Malonamid zum Vergleich heranzieht. Einen Überblick über die bezüglichen Verhältnisse gewähren Fig. 19 und 20 auf S. 81 und 82. Da nicht nur Harnstoff, sondern auch Methylharnstoff und Malonamid, obwohl in geringerem Masse, beim älteren Blatte dem Glycerin gegenüber im Permeieren verzögert werden, scheint es sehr wahrscheinlich, dass diese symbatische Veränderung der Amiddurchlässigkeit wenigstens teilweise mit einer Veränderung der chemischen Beschaffenheit der Plasmahautlipoide zusammenhängt.

---

[1]) Im weitesten Sinne dieses Wortes; in Wirklichkeit handelt es sich wohl um eine reversible Salzbildung.

Und zwar ist der eben besprochenen Hypothese gemäss anzunehmen, dass diese im jungen Blatte einen saureren Charakter als im älteren haben. Doch ist eine Veränderung auch der Porenweite gar nicht ausgeschlossen, sondern eher ziemlich wahrscheinlich. Dafür spricht, dass Harnstoff etwa 20 mal, Malonamid etwa 5 mal schneller in die Zellen des jungen Blattes als in die des alten treten: die Verzögerung der Harnstoffpermeation beim »Blatt II» ist somit 4 mal grösser als die Verlangsamung des Eindringens des Malonamids. Doch braucht dieser Unterschied zwischen Harnstoff und Malonamid nicht notwendig auf eine Verkleinerung der Porenweite der Plasmahaut zurückgeführt zu werden. Es ist zu beachten, dass nach COLLANDER und BÄRLUND (1933, Tabelle 12, S. 90) ein Zusatz von Ölsäure zu Olivenöl eine stärkere Beförderung der Löslichkeit des Harnstoffs als des Malonamids verursacht: der Verteilungskoeffizient (Olivenöl + 20 % Ölsäure) : Wasser ist bei Harnstoff 35 mal, bei Malonamid 14 mal grösser als der Verteilungskoeffizient reines Olivenöl : Wasser. Der Unterschied zwischen Harnstoff und Malonamid ist somit in diesem Modellversuch doch nicht so gross wie der eben berührte Unterschied im Permeationsverhalten. Der Gedanke, dass die geringe Grösse des Harnstoffmoleküls an diesem Verhältnis mitbeteiligt sein kann, ist durchaus nicht unwahrscheinlich, obwohl wir ja nicht wissen können, wie weit die Übereinstimmung betreffs der Löslichkeitsverhältnisse zwischen den Plasmahautlipoiden bei *Taraxacum* und den genannten physikalischen Modellen sich erstreckt.

Bei *Elodea* war es, wie früher geschildert, die wechselnde Stellung des Harnstoffs und seines Derivats Methylharnstoff, welche die Aufmerksamkeit darauf lenkte, dass auch bei den Blättern dieser Pflanze auffällige Veränderungen in den Durchlässigkeitsverhältnissen während der normalen Entwicklung festzustellen sind.

Als HÖFLER an *Gentiana Sturmiana* das im Verhältnis zu der Methylharnstoffpermeabilität raschere Eindringen des Harnstoffs festgestellt hatte, suchte er die Erklärung in der bei diesem Objekt erheblichen Bedeutung der Molekülgrösse und des Filterprinzips. Diese Deutung ist wohl entschieden die natürlichste. Wenn die Harnstoffpermeabilität in den von mir untersuchten Blattzellen beim Übergang von dem Stadium der Zone I zu dem der Zone II rapid steigt, so dass die Durchtrittsgeschwindigkeit des Methylharnstoffs erheblich übertroffen wird, bedeutet dies wahrscheinlich, dass eine Erweiterung der »Poren» in der Plasmahaut eingetreten ist. Doch liegen die Verhältnisse auch hier kaum so einfach, dass damit die Ursachen der Durchlässigkeitsveränderung erschöpfend geklärt wären. Es muss wieder daran erinnert werden, dass nicht nur die auf Glycerin = 1 bezogene Permeationskonstante für Harnstoff, sondern auch diejenige für Malonamid, obwohl nicht in demselben Masse wie jene, bei Zone II vergrössert war. Dies scheint für eine auch hier eintretende

Veränderung des relativen Lösungsvermögens der für die Permeation massgebenden Lipoidphasen zu sprechen. Man denkt natürlich wieder zunächst an ein Zunehmen der Azidität der Plasmahautlipoide. Von der Warte dieser Hypothese aus beurteilt, scheint es aber merkwürdig, dass das Verhältnis Methylharnstoffkonstante : Glycerinkonstante bei Zone II kleiner als in Zone I befunden wurde. Es muss künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben, hier Klarheit zu schaffen. Mein Versuchsmaterial ist ja in diesem Punkte sehr dürftig. Die Veränderungen der Durchlässigkeit wurden erst am Ende meiner experimentellen Arbeiten entdeckt, und ich hatte nicht mehr Zeit und Gelegenheit, die auftauchenden neuen Probleme mehr als ganz oberflächlich zu tangieren.

Es ist aber zu hoffen, dass bezüglich der von inneren Faktoren abhängigen Veränderungen der Permeabilität der Tatsachenschatz in der nächsten Zukunft sich mehren wird. Dadurch dürften Beiträge zur Lösung mancher jetzt noch ungeklärten Probleme der Permeabilitätstheorie zu erwarten sein. Auch wären Untersuchungen auf diesem Gebiete für diejenige Richtung der Protoplasmaforschung wichtig, welche in erster Linie um die Charakterisierung verschiedener Plasmen aus ihren Permeabilitätsreihen bemüht ist. Man kann nicht umhin, sich jetzt zu fragen, inwieweit die in der Literatur mitgeteilten Permeabilitätsreihen wirklich konstante, spezifische Eigenschaften der betreffenden Zellsorten darstellen, oder inwieweit unter anderen Umständen an Zellen derselben Art beträchtlich abweichende Reihen erzielt werden könnten. Erst nachdem durch einschlägige Studien an einer grösseren Zahl von Objekten ein weiterer Überblick über die Verbreitung, den Verlauf und das Ausmass der Permeabilitätsveränderungen gewonnen ist, haben wir auf diesem Gebiete wieder ganz festen Boden.

VII. Zusammenfassung.

Nach der grenzplasmolytischen Methode ist eine Reihe pflanzlicher Objekte hinsichtlich ihrer Permeabilitätsverhältnisse studiert worden. Als Plasmolytika fanden organische Nichtleiter Verwendung; an einigen Objekten wurde auch das Eintreten des Salzes KNO_3 verfolgt. Ausführlicher wurden folgende Objekte untersucht: *Curcuma rubescens, Elodea densa, Taraxacum pectinatiforme, Lemna minor, Plagiothecium denticulatum, Pylaiella litoralis, Oedogonium* sp., *Zygnema cyanosporum* und *Melosira* sp. Fragmentarische Versuchsreihen beziehen sich auf einige andere Zellarten. Der Verlauf der Deplasmolyse in Lösungen von den geprüften Substanzen wird durch Kurven anschaulich gemacht. Auch sind Permeationskonstanten berechnet worden; bezüglich der besonders schnell oder besonders langsam permeierenden Verbindungen

müssen diese indessen wegen des Einflusses von Fehlerquellen, die bei Anwendung osmotischer Methoden unvermeidlich sind, nur als grobe Näherungswerte aufgefasst werden.

Die Versuchsergebnisse stehen in gutem Einklang mit der Lipoidfiltertheorie Collanders.

Im grossen und ganzen bewähren sich die Overtonschen Permeabilitätsregeln. Meine Resultate liefern somit einen neuen Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Auffassung, dass die relative Löslichkeit der permeierenden Verbindungen in Lipoiden der Plasmahaut der bei den meisten Zellen entschieden wichtigste von den Faktoren ist, welche die Durchlässigkeit des Plasmas bedingen.

Einflüsse der Molekülgrösse zeigen sich auch in meinem Material, indem die besonders kleinmolekularen Stoffe Formamid, Acetamid, Äthylenglykol und Harnstoff fast durchgehend rascher permeieren, als im Hinblick auf ihre Lipoidlöslichkeit zu erwarten wäre. Besonders sei erwähnt, dass Formamid, das unter allen untersuchten Stoffen das kleinste Molekül besitzt, bei allen vier in dieser Hinsicht untersuchten Objekten schneller als das stärker lipoidlösliche Acetamid permeiert. Auf die Rechnung des Filterprinzips ist wahrscheinlich auch das rasche Permeieren des Harnstoffs im Verhältnis zum Methylharnstoff, welches bei *Lemna* und *Elodea* (jedoch nicht bei allen Blättern; vgl. unten!) festgestellt wurde, zu setzen.

Sehr eigenartige Permeabilitätsverhältnisse habe ich bei der Diatomacee *Melosira* gefunden. Stoffe, wie Saccharose und Erythrit, deren Lipoidlöslichkeit äusserst gering ist, dringen hier mit beträchtlicher Geschwindigkeit ein. Sowohl diese Tatsache als der Umstand, dass der Unterschied zwischen schnell und langsam permeierenden Substanzen kleiner als gewöhnlich ist, deutet darauf hin, dass die Porenpermeabilität hier eine grössere Rolle als bei den meisten Zellsorten spielt. *Melosira* stellt somit gewissermassen ein verbindendes Glied zwischen der grossen Mehrzahl der Zellen und der eigenartigen *Beggiatoa mirabilis* dar, welche Pflanze alle bisher untersuchten hinsichtlich der Bedeutung des Filterprinzips bei weitem übertrifft.

Das von Wilbrandt angegebene gleichsinnige Verhalten der Aminogruppen enthaltenden Substanzen, zu dessen Erklärung man auf die Aziditätsverhältnisse der Plasmahautlipoide hingewiesen hat, zeigt sich auch in meinem Material im ganzen ziemlich deutlich. Die meisten von meinen Objekten gehören verschiedenen Varianten des »amidophilen» Typus an, bei dem die Permeation der genannten Stoffgruppe bevorzugt ist. Der Charakter des entgegengesetzten »Glycerintypus» ist nur bei zwei von mir untersuchten Zellsorten beobachtet.

An zwei Objekten, *Elodea* und *Taraxacum*, sind erstaunlich grosse Veränderungen der Permeabilität wahrgenommen worden, die mit dem natürlichen Lebenslauf der Pflanze in Zusammenhang stehen. An *Elodea*, bei der

die Untersuchung Zellen der Oberseite im basalen Teile des Blattes betrifft, habe ich drei Zonen der Blätter unterschieden.

Zone I: umfasst ganz junge, noch nicht herangewachsene Blätter; durchschnittlich niedrige Permeabilität, jedenfalls bei den plasmolysierten Protoplasten; der Protoplast haftet stark an der Zellwand, und seine Konvexrundung lässt bei der Plasmolyse lange auf sich warten; Harnstoff permeiert bedeutend langsamer als Methylharnstoff.

Basalwärts folgt *Zone II:* durchschnittlich sehr rasche Permeation; Harnstoff tritt schneller als Methylharnstoff in die Zellen ein.

Zone III: Permeation langsamer als bei Zone II, doch viel rascher als bei Zone I; Harnstoff permeiert wiederum langsamer als sein Methylderivat.

Der Übergang zwischen den Zonen II und III geschieht ganz allmählich. Dagegen ist der Übergang von Zone I zu Zone II sehr schroff.

Die Epidermiszellen der Blattrippen von *Taraxacum* sind in der Literatur als Vertreter eines extremen Harnstofftypus genannt worden (Hofmeister 1935). Für jüngere Blätter kann ich dies bestätigen. Es hat sich indessen gezeigt, dass im Hochsommer an alten Blättern ganz abweichende Verhältnisse zu finden sind, indem Glycerin in die betreffenden Zellen entschieden schneller als Harnstoff permeiert.

Die beobachteten bedeutenden Veränderungen der Durchlässigkeit sind wahrscheinlich auf Veränderungen sowohl der chemischen Beschaffenheit der Plasmahautlipoide als der Weite der zwischen den Lipoidteilchen befindlichen »Poren» zurückzuführen.

Die vorliegende Untersuchung wurde grösstenteils im Botanischen Institut der Universität Helsingfors durchgeführt, dessen früheren und jetzigen Vorständen, Herrn Prof. Dr. Fredr. Elfving und Herrn Prof. Dr. K. Linkola, ich für das mir jederzeit bewiesene freundliche Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank ausspreche.

Ein Teil der Versuche wurde an der Zoologischen Station Tvärminne ausgeführt, und ich bin dem Vorstand der Station, Herrn Prof. Dr. Alex.Luther, für den mir liebenswürdigst gewährten Arbeitsplatz zu grossem Dank verpflichtet.

Der Anreger dieser Studien war mein Freund, Prof. Dr. Runar Collander. Für seine in freundlichster Weise bewiesene Anteilnahme an meiner Arbeit und für vielfache Unterstützung durch Rat und Tat sage ich ihm meinen wärmsten Dank.

Zitierte Literatur.

Bärlund, H., 1929: Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Acta bot. fenn. **5**.

Bonte, H., 1934: Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. Protoplasma **22**, 209.

Collander, R., 1921: Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot. **60**, 354.

—»— 1924: Über die Durchlässigkeit der Kupferferrozyanidniederschlagsmembran für Nichtelektrolyte. Kolloidchem. Beih. **19**, 72.

—»— 1925: Über die Durchlässigkeit der Kupferferrozyanidmembran für Säuren nebst Bemerkungen zur Ultrafilterfunktion des Protoplasmas. Ibid. **20**, 273.

—»— 1932: Permeabilität. Handwörterb. d. Naturwissensch., 2. Aufl., **7**, 804.

—»— und Bärlund, H., 1926: Über die Protoplasmapermeabilität von *Rhoeo discolor*. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. **2**, Nr 9.

—»— und —»—, 1933: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla* II. Acta bot. fenn. **11**.

Drevs, P., 1896: Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Aussenmedium. Arch. d. Ver. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenb. **49.** Jahr, 91.

Fitting, H., 1915: Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 1.

—»— 1919: Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. Ibid. **59,** 1.

Frey-Wyssling, A., 1935: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.

Hoagland, D. R., 1931: Absorption of mineral elements by plants in relation to soil problems. Plant Physiol. **6**, 373.

Höber, R., 1926: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl., Leipzig.

Hofe, F. v., 1933: Permeabilitätsuntersuchungen an *Psalliota campestris*. Planta **20** , 354.

Hoffmann, C., 1927: Über die Durchlässigkeit kernloser Zellen. Ibid. **4**, 584.

Höfler, K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **50**, 53.

—»— 1934 a: Neuere Ergebnisse der vergleichenden Permeabilitätsforschung. Ibid. **52**, 355.

—»— 1934 b: Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen I.) Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, I. Abt., **143**, 213.

—»— und Stiegler, A., 1921: Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **39**, 157.

HOFMEISTER, L., 1935: Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibliotheca Botanica **113**. Stuttgart.

HUBER, B. und HÖFLER, K., 1930: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. **73**, 351.

—»— und SCHMIDT, H., 1933: Plasmolyse und Permeabilität. Protoplasma **20**, 203.

JACOBS, M. H., 1931 a: The permeability of the erythrocyte. Ergebn. d. Biol. **7**, 1.

—»— 1931 b: Osmotic hemolysis and zoological classification. Proc. Amer. Philos. Soc. **70**, 363.

—»— 1935: Diffusion processes. Ergebn. d. Biol. **12**, 1.

—»— and STEWART, D. R., 1932: A simple method for the quantitative measurement of cell permeability. J. Cell. and Comp. Physiol. **1**, 71.

LANDOLT-BÖRNSTEIN, 1923: Physikalisch-chemische Tabellen. 5. Aufl. Berlin.

LEPESCHKIN, W., 1909: Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **27**, 129.

MEINDL, T., 1934: Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma **21**, 362.

MODER, A., 1932: Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Ibid. **16**, 1.

MOND, R. und HOFFMANN, F. 1929: Untersuchungen über die Permeabilität der Knorpelzellen. Pflügers Arch. **221**, 460.

OVERTON, E., 1895: Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich **40**, 159.

—»— 1899: Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zellen, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Ibid. **44**, 88.

—»— 1902: Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Pflügers Arch. **92**, 346.

—»— 1907: Über den Mechanismus der Resorption und der Sekretion. Handb. d. Physiol. d. Menschen (herausgeg. von W. NAGEL) **2**, 744.

PFEFFER, W., 1877: Osmotische Untersuchungen. Leipzig.

RESÜHR, B., 1935: Hydratations- und Permeabilitätsstudien an unbefruchteten Fucus-Eiern (*Fucus vesiculosus* L.). Protoplasma **24**, 531.

RUHLAND, W., 1912: Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **51**, 376.

—»— 1914: Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle. Ibid. **54**, 391.

—»— und HOFFMANN, C., 1925: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta **1**, 1.

SCHMENGLER, F. E. und HÖBER, R., 1933: Über die Durchlässigkeit der Harnkanälchen in der Froschniere für organische Nichtleiter. Pflügers Arch. **233**, 199.

SCHÖNFELDER, S., 1931: Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis* nebst kritischen Ausführungen zum Gesamtproblem der Permeabilität. Planta **12**, 414.

STEWART, D. R., 1931: The permeability of the *Arbacia* egg to non-electrolytes. Biol. Bull. **60**, 152.

Strugger, S., 1934: Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Jahrb. f. wiss Bot. **79**, 406.
—»— 1935: Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. Berlin.
Traube, J., 1904: Der Oberflächendruck und seine Bedeutung im Organismus. Pflügers Arch. **105**, 559.
—»— 1928: Die Grenzflächenaktivitätstheorie (Haftintensitätstheorie, Oberflächenaktivitätstheorie) der Narkose. Ibid. **218**, 749.
Tröndle, A., 1910: Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **49**, 171.
—»— 1918: Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. Zürich **63**, 187.
—»— 1920: Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle. Biochem. Zeitschr. **112**, 259.
de Vries, H., 1884: Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot. **14**, 427.
—»— 1888: Über den isotonischen Coefficient des Glycerins. Bot. Ztg. **46**, 229.
—»— 1889: Über die Permeabilität der Protoplasten für Harnstoff. Ibid. **47**, 309.
Watzadse, G., 1929: Physikalisch-chemische Untersuchungen zur Frage der Stoffverteilung zwischen Zelle und Umgebung. Pflügers Arch. **222**, 640.
Weber, F., 1931: Harnstoff-Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. Protoplasma **12**, 129.
—»— 1932 a: Plasmolysepermeabilität bei Kälte. Ibid. **15**, 517.
—»— 1932 b: Gallensalzwirkung und Plasmolysepermeabilität. Ibid. **17**, 102.
Weixl-Hoffmann, H., 1930: Beiträge zur Kenntnis der Salzpermeabilität des Protoplasten. Ibid. **11**, 210.
Wilbrandt, W., 1931: Vergleichende Untersuchungen über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Anelektrolyte. Pflügers Arch. **229**, 86.
Willstätter, R. und Wirth, Th., 1909: Über Thioformamid. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges. **42**, 1908.
Zycha, H., 1928: Über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze. Jahrb. f. wiss. Bot., **68**, 499.

Tabelle 13.

Permeabilitätsreihe für *Chara ceratophylla* nebst Verteilungskoeffizienten Öl : Wasser und (Öl + 20 % Ölsäure) : Wasser sowie Molrefraktionen der Substanzen. Nach COLLANDER und BÄRLUND.

Substanz	*Chara*		Verteilungskoeffizienten		MR_D
	P'	$P \cdot 10^4$	$\frac{\text{Öl}}{\text{Wasser}}$	$\frac{\text{Öl + Ölsäure}}{\text{Wasser}}$	
Saccharose	$<0{,}001$	$<0{,}3$	—	—	70,4
Erythrit	0,0015	0,46	0,00003	0,00006	26,8
Malonamid	0,0046	1,4	0,00008	0,0011	22,9
Glycerin	0,024	7,4	0,00007	0,00015	20,6
Dicyandiamid	0,037	11	0,00047	0,0091	20,7
Urotropin	0,084	26	0,00021	0,018	38,8
Harnstoff	0,13	40	0,00015	0,0052	13,7
Lactamid	0,18	56	0,00058	0,0037	21,0
Methylharnstoff ..	0,22	68	0,00044	0,0096	18,5
Thioharnstoff	0,25	77	0,0012	0,0040	20,9
Monacetin	0,51	160	0,0095	0,012	30,0
Dimethylharnstoff .	1,1	340	0,0023	0,029	23,4
Glykol	1,4	430	0,00049	0,0016	14,4
Acetamid	1,7	530	0,00083	0,0095	14,9
Succinimid	1,9	590	0,0049	0,010	27,1
Formamid	2,5	770	0,00076	0,0049	10,6
Glycerinäthyläther .	2,5	770	0,0074	0,012	30,0
Diacetin	2,6	800	0,071	0,077	39,4
Propionamid	4,2	1300	0,0036	0,037	19,5
Antipyrin	7,1	2200	0,032	0,13	56,1
Trimethylcitrat ..	7,6	2400	0,047	0,053	50,3

ACTA BOTANICA FENNICA

1, N:o 1. **Alvar Palmgren:** Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. Ein pflanzengeographischer Entwurf, basiert auf Material aus dem äländischen Schärenarchipel. Mit zwei Karten. Helsingforsiae 1925. S. 1—142.
Acta Bot. Fenn. 1 hoc fasciculo absoluta sunt.

2. **Alvar Palmgren:** Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. 1. Mit 57 Karten. Helsingforsiae 1927. S. 1—199.

3. **Carl Cedercreutz:** Studien über Laubwiesen in den Kirchspielen Kyrkslätt und Esbo in Südfinnland. Mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung und Einwanderung der Laubwiesenarten. Mit 64 Karten und 10 Bildern. Helsingforsiae 1927. S. 1—181.

4. **L. Arvi P. Poijärvi:** Über die Basenpermeabilität pflanzlicher Zellen. Helsingforsiae 1928. S. 1—102.

5. **Hugo Bärlund:** Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von Rhoeo discolor. Helsingforsiae 1929. S. 1—117.

6. **Runar Collander:** Permeabilitätsstudien an Chara ceratophylla. I. Die normale Zusammensetzung des Zellsaftes. Helsingforsiae 1930. S. 1—20.

7. **Widar Brenner:** Beiträge zur edaphischen Ökologie der Vegetation Finnlands. I. Kalkbegünstigte Moore, Wiesen und Wiesenwälder. Helsingforsiae 1930. S. 1—97.

8. **Ole Eklund:** Über die Ursachen der regionalen Verteilung der Schärenflora Südwest-Finnlands. Eine Kausalitätsanalyse mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenwelt in den Kirchspielen Korpo und Houtskär. Mit 45 Figuren. Helsingforsiae 1931. S. 1—133.

9. **Widar Brenner:** Beiträge zur edaphischen Ökologie der Vegetation Finnlands. II. Wiesen. Helsingforsiae 1931. S. 1—58.

10. **Carl Cedercreutz:** Vergleichende Studien über die Laubwiesen im westlichen und östlichen Nyland. Mit 24 Karten im Text. Helsingforsiae 1931. S. 1—63.

11. **Runar Collander** und **Hugo Bärlund:** Permeabilitätsstudien an Chara ceratophylla. II. Die Permeabilität für Nichtelektrolyte. Helsingforsiae 1933. S. 1—114.

12. **Bertel Lemberg:** Über die Vegetation der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands. I. Teil. Die Sukzession. Mit 1 Karte, 7 Zeichnungen im Text und 8 Tafeln. Helsingforsiae 1933. S. 1—143.

13. **Bertel Lemberg:** Über die Vegetation der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands. II. Teil. Die Randdünen. Mit 2 Tafeln. Helsingforsiae 1934. S. 1—29.

14. **Bertel Lemberg:** Über die Vegetation der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands. III. Teil. Die einzelnen Flugsandgebiete. Mit 6 Tafeln. Helsingforsiae 1935. S. 1—75.

15. **Carl Cedercreutz:** Die Algenflora und Algenvegetation auf Åland. Mit 2 Karten, 6 Tafeln und 8 Figuren im Text. Helsingforsiae 1934. S. 1—120.

16. **Torsten Laine:** On the Absorption of Electrolytes by the Cut Roots of Plants and the Chemistry of Plant Exudation Sap. Helsingforsiae 1934. P. 1—64.

17. **Harald Lindberg:** Die Früchte der Taraxacum-Arten Finnlands. Mit 38 Tafeln. Helsingforsiae 1935. S. 1—22.

18. **Gunnar Marklund:** Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Mit 24 Figuren und 12 Tabellen im Text nebst 1 Tabelle als Anhang. Helsingforsiae 1936. S. 1—110.